

JAHRBUCH FÜR  
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE  
Erste Abteilung

---

GEGENBAURS  
MORPHOLOGISCHES  
JAHRBUCH

UND  
BEITRÄGE ZUR ANATOMIE  
FUNKTIONELLER SYSTEME

★  
HERAUSGEGEBEN VON  
PROF. DR. MED. ET PHIL. H. STIEVE  
BERLIN  
UND  
PROF. DR. A. BENNINGHOFF  
MARBURG (L.)

★  
91. BAND  
MIT 259 ABBILDUNGEN IM TEXT



ARBEITSGEMEINSCHAFT MEDIZINISCHER VERLAGE G. M. B. H.  
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT  
GEEST & PORTIG K.-G., LEIPZIG

1951





# Inhalt des Einundneunzigsten Bandes

## Erstes Heft

Ausgegeben Juli 1951

	Seite
<i>Gabriele Dabelow</i> , Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . .	1
<i>Roswitha Dabelow</i> , Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . .	33
<i>Jürgen Probst</i> , Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System. Mit 35 Abbildungen im Text . . . . .	77
<i>Hans Rohen</i> , Der Bau der Regenbogenhaut beim Menschen und einigen Säugern. Mit 20 Abbildungen im Text . . . . .	140

## Zweites Heft

Ausgegeben September 1951

<i>Joachim-Hermann Scharf</i> , Die markhaltigen Ganglienzellen und ihre Beziehungen zu den myelogenetischen Theorien. Mit 18 Abbildungen im Text . . . . .	187
<i>M. Watzka</i> , Zur Frage des Vorkommens der Superfetatio. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . .	253
<i>K. Derenbach</i> , Über die Häufigkeit des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern in der Epiphyse des Rindes. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . .	266
<i>Theofried Peters und Max Frimmer</i> , Über die Rückresorption von Serumeiweiß in der Säugerniere. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . .	273
<i>Humberto Fernández-Morán</i> , Fibrozytennetz und Achsenfettgewebe des Hahnenkammes unter Trypanblauwirkung. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . .	282

## Drittes Heft

Ausgegeben November 1951

<i>H. Baulzmann</i> , Von der Bindung lymphoiden Gewebes an exkretorische Drüsen . . . . .	331
<i>Kurt Goerttler</i> , Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Gefäßwand. Mit 11 Abbildungen im Text . . . . .	368
<i>Hans Fischer</i> , Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . .	394

## Viertes Heft

Ausgegeben Dezember 1951

	Seite
<i>Alkmar v. Kugelgen</i> , Über den Wandbau der großen Venen. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . .	447
<i>Ernst Horstmann</i> , Über die funktionelle Struktur der mesenterialen Lymphgefäße. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . .	483
<i>G. Petry</i> , Über die Formen und die Verteilungen elastisch-muskulöser Verbindungen in der Haut der Haustaube. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . .	511
<i>Ludwig Keller</i> , Der Bau der Sehne. Mit 5 Abbildungen im Text .	536
<i>H. Feneis</i> , Zur Entfaltung des Skelettmuskels. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . .	552
<i>August Schummer</i> , Blutgefäße und Zirkulationsverhältnisse im Zehenendorgan des Pferdes. Mit 37 Abbildungen im Text. . . .	568



*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität Mainz*  
*Direktor: Prof. Dr. med. et phil. A. Dabelow*

## **Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System**

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

### **I. Die Gefäßversorgung der Papillen der Hundezunge und die vorgeschalteten arterio-venösen Anastomosen**

Von

**Gabriele Dabelow**

Mit 14 Abbildungen im Text

#### **I. Teil**

#### **Die Gefäßversorgung der Zungenpapillen**

#### **Einleitung**

Im Rahmen der Untersuchungen von A. Dabelow über die „Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System“ stellte sich heraus, daß die Gefäßversorgung der Papillen der Hundezunge von erstaunlicher Klarheit und Übersichtlichkeit ist, ja manchmal geradezu als ein Schema zum Verständnis der Formenmannigfaltigkeit der menschlichen Zunge dienen kann. Die Hundezunge wurde gewählt, weil sie ein klares Grundprinzip erkennen läßt, das bei anderen Tierformen in verschiedener Weise variiert wird und das beim Menschen eine erheblich weniger klare Ordnung erkennen läßt. So erschien es lohnend einmal die verschiedenen Papillentypen beim Hund auf die Form ihrer Gefäßversorgung hin zu untersuchen und die gefundenen Gestalten im Bilde festzuhalten. Bei der Durchsicht der Flachschnittserien war es erstaunlich und überraschend, eine große Zahl von arterio-venösen Anastomosen zu finden. Zwar stellte sich später heraus, daß sie aus histologischen Präparaten dünner Schnitte als solche bereits bekannt waren (Brown 1937). Die von mir verwendeten

Injektionspräparate gestatteten aber als wesentliche Ergänzung ihre Zuordnung zu bestimmbarren Teilen des Gefäßnetzes. Auch in den Papillen selbst sind arterio-venöse Kurzschlüsse festzustellen. Daher erschien es zweckmäßig, im ersten Teil der Arbeit die Formen der Papillengefäße zu untersuchen und im zweiten Teil eine eingehendere Betrachtung der arterio-venösen Verbindungen vorzunehmen. Das makro-mikroskopische Grenzgebiet, auf dessen mangelhafte Kenntnis Benninghoff oft hingewiesen hat, erwies sich auch hier als geeignet, neues Anschauungsmaterial zur Vervollkommnung unserer Vorstellungen auf dem Gebiete des Gefäßsystems zu gewinnen und die Beziehungen der einzelnen Gefäße untereinander zu klarer Darstellung zu bringen.

Über die Zungenpapillen beim Menschen und bei den Säugtieren gibt es eine umfangreiche Literatur, und es fanden sich auch einige Angaben über die Gefäßversorgung, doch bezogen sie sich meistens auf makroskopische oder histologische Untersuchungen, während die Ergebnisse dieser Studie in einer Größenordnung zwischen beiden liegen. Ich möchte mich darauf beschränken, die verwendete Literatur nur innerhalb des hier zu behandelnden Stoffes zu erwähnen und von einer vollständigen Zusammenstellung absehen. — Zur allgemeinen Orientierung hierüber sei verwiesen auf: Oppel, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, v. Möllendorff, Handbuch der mikroskopischen Anatomie und Handbuch der vergleichenden Anatomie von Bolk, Callius und Göppert.

### Material und Technik

Zur Untersuchung wurden Zungen von Hunden verwendet, daneben zum Vergleich solche von Menschen, Katzen, Kaninchen und Meerschweinchen herangezogen. In der Hauptsache wurde die Injektion mit chinesischer Tusche benutzt. (Durchspülung der Objekte mit physiologischer NaCl-Lösung, dann Injektion mit der Tusche, 30% und 70% NaCl-Lösung.) Es wurden Gefrierschnitte von 150—200  $\mu$  Dicke hergestellt, durch die aufsteigende Alkoholreihe geführt, mit Xylol aufgehellt und ungefärbt betrachtet. Was die Schnittrichtung anbelangt, so wurden Horizontal-, Quer-, und Sagittalschnitte verwendet. Für die histologischen Untersuchungen wurde die Paraffineinbettung benutzt und als Färbungen kamen zur Anwendung: Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Resorcin-Fuchsin und Azan nach Heidenhain. Die Betrachtung der dicken Schnitte erfolgte mit Zeiß-Opton Präpariermikroskop (Binokular) und Auflichtbeleuchtung. Objektiv: 6, 10, 16, 25; Okular: 10 und 20.



### Untersuchungsergebnisse und Befunde

Was Nomenklatur und Einteilung der Papillen betrifft, so besteht keine völlige Einheitlichkeit bei den einzelnen Autoren. Im misch teilt die Papillen der Säugerzunge in zwei Gruppen ein, und zwar 1. in *Papillae mechanicae* oder *operariae*. Dazu rechnet er alle die Formen, die den Zweck haben, die Mundschleimhaut vor mechanischen Insulten zu schützen und sich gewissermaßen als elastisches Polster zwischen diese und die Nahrung einzuschalten. Er vergißt dabei die wichtige Tastfunktion zu erwähnen. 2. in *Papillae gustatoriae*, die als Geschmacksorgane dienen. Zu ihnen gehören die *Papillae fungiformes*, *Papillae circumvallatae* und *Papillae foliatae* (*Area foliata*).

Die *Papillae operariae* werden im allgemeinen als *Papillae filiformes* bezeichnet. Obwohl ich Im misch beipflichten muß, daß sie keineswegs immer fadenförmig sind, möchte ich doch diesen Namen weiter anwenden, da er in der Literatur am gebräuchlichsten ist.

Nach O p p e l zeigen die Papillen (Petersen möchte sie richtiger als Zotten bezeichnen) hinsichtlich ihrer Blutgefäßversorgung ein einheitliches Verhalten. Das trifft nur insofern zu, als bei den untersuchten Tieren jedem Papillentyp auch ein bestimmter Gefäßtyp entspricht. Bei der Betrachtung der *Papillae circumvallatae* von Mensch und Hund z. B. wird man beide sofort als Wallpapillen erkennen, aber bei eingehender Untersuchung weisen die zu- und abführenden Gefäße in ihrer Anordnung doch erhebliche Verschiedenheiten auf.

Die Äste der *Arteria lingualis* ziehen sich vom hinteren Zungenende auf komplizierten Wegen, die hier nicht näher beschrieben werden sollen, schräg nach vorn und breiten sich auf der *Aponeurosis linguae* in einem großen weitmaschigen Netz aus. Von diesem gehen die Endzweige in die Papillen hinein, um sich dann in die Kapillaren aufzulösen. Als besondere Eigentümlichkeit fällt bei der Hundezunge die scharfe Trennung zwischen der Gefäßversorgung der Muskulatur und derjenigen der Zungenoberfläche auf. In letzterer trifft man mit ziemlicher Regelmäßigkeit drei flach ausgebreitet übereinanderliegende Netze, aus denen dann senkrecht die Papillengefäße hervorgehen. Von innen nach außen folgt auf das Arteriennetz ein Venennetz von erstaunlichem Faszungsvermögen und darüber die feine Schicht der Netzkapillaren.

In Abständen steigt eine Arterie senkrecht aus der Muscularis auf und an anderen Stellen dringen die abfließenden Venen in die Muskelschicht ein, nur selten sieht man sie parallel miteinander verlaufen.

Betrachten wir zunächst das Gefäßnetz der Papillae filiformes, das noch verhältnismäßig einfach und übersicht-

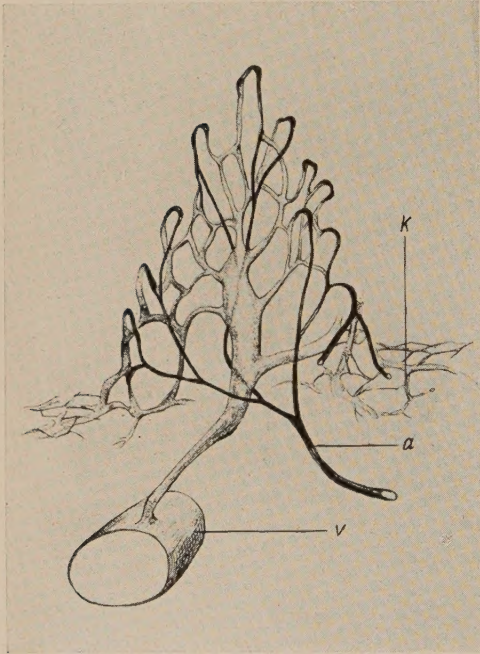


Abb. 1a. Gefäßnetz der Papille

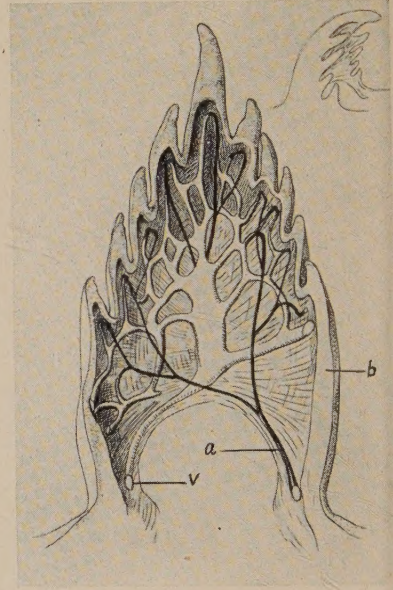


Abb. 1b. Dasselbe schematisiert mit umgebendem Bindegewebe, rechts oben dazu die Seitenansicht des Schemas.

Abb. 1. Gefäßnetz der einfachen Papilla filiformis. Tuscheinjektion. Zunge, Hund, 150  $\mu$ , Binocular Obj. 40, Ocul. 20

Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, k = Kapillarnetz der Zungenoberfläche, b = Bindegewebe

lich gebaut ist. Diese Papillengruppe bedeckt den ganzen Zungenrücken von der Spitze bis zu den umwallten Papillen. Sie ziehen in fast parallel verlaufenden Reihen über den ganzen Zungenrücken hin, um sich in der Medianebene desselben in einem Winkel zu kreuzen. Die Unterseite bleibt in der Regel frei von Papillen, während die Seitenränder von ihnen besetzt sind, wie auch Immisch angibt. Die erstaunlich vollkommene Regelmäßigkeit eines Diagonalgitters in der Anordnung wird nur durch



die in größeren Zwischenräumen angeordneten Papillae fungiformes unbedeutend gestört. Über weitere Einzelheiten der Topographie der Papillen beim Menschen und den Säugetieren sei auf die ausführliche Darstellung von Francis Münch verwiesen.

Der Horizontalschnitt zeigt, daß die Papillen im Grundriß alle gleichmäßig hufeisenförmig gebaut sind, in der Mitte gefäßfrei bleiben und ihre Öffnung nach aboral richten. Ihrem Bindegewebsstock, der eine kraterartige Vertiefung aufweist, welche dem Innern des Hufeisens entspricht, sitzt das Epithel auf und diesem wiederum eine verhornte Schicht, wie ein nach hinten gerichteter und nach aboral leicht konkaver Dorn (auch am ungefärbten Präparat meist deutlich zu erkennen). Nach den Darstellungen von Neuffer und Immisch scheint sich der bindegewebige Aufbau der Papillae operariae der Haustiere (einschließlich Hund) mit dem der Papillae filiformes des Menschen im Prinzip zu decken. Ein Unterschied besteht nur in der großen Variationsbreite der menschlichen Formen. Beim Hund gleicht die äußere Begrenzung einer solchen Papille fast genau der jeder anderen. Neuffer hat in einem Handmodell (freie Rekonstruktion) den Bindegewebsstock einer Papilla filiformis mit ihren Sekundärpapillen zur Darstellung gebracht. Denkt man sich dasselbe in ganz gleichmäßiger Hufeisenform und nur mit einer geringen Zahl von Sekundärpapillen versehen, so hat man das Schema für den Hund gegeben.

Es zeigt sich immer wieder ein ähnliches Verhalten wie in Abb. 1 (leider kommt in den Abbildungen die Raumwirkung nicht klar genug zum Ausdruck. Die schematischen Skizzen Abb. 1 b sollen dem etwas nachhelfen). Man sieht aus der Tiefe einen Arterienzweig aufsteigen. Er beginnt bereits in der Ebene des Kapillarnetzes der Zungenoberfläche sich aufzuzweigen, indem er zunächst die niedrigsten Sekundärpapillen an den Enden des hufeisenförmigen Kraters versorgt, um dann weiter ansteigend in der höchsten Sekundärpapille sein Ende zu finden. Außer dieser Arterie steigen noch einige wenige zarte arterielle Verbindungen vom Kapillarnetz der Zungenoberfläche zu den Gefäßen des Papillarkörpers schräg empor. Aus den einzelnen Schlingen sammelt sich dann das Blut in einer breiten Vene, die meistens randständig von der höchsten Erhebung des Bindegewebsstockes abwärts führt, um sich in ein Gefäß von auffallend starkem Kaliber zu ergießen. Man trifft immer wieder folgende Anordnung: In der Mitte die

höchste Kapillarschlinge und nach beiden Seiten hin abfallend je drei oder vier kürzere Schlingen. Jede dieser Gefäßschlingen versorgt eine Sekundärpapille. Die feinen Gefäße sind meistens strickleiterartig miteinander verbunden.

Als Sonderfall, aber nicht häufig, begegnete mir die in Abb. 2 dargestellte Form: Die aufsteigende Arterie zweigt etwa im unteren

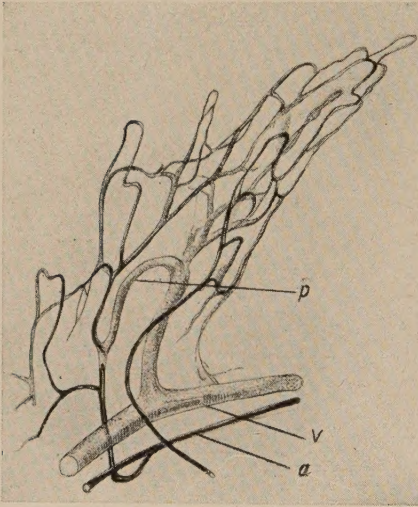


Abb. 2. Gefäßnetz der einfachen Papilla filiformis mit praekapillarem arterio-venösen Kurzschluß. Tuscheinjektion. Zunge, Hund 150  $\mu$ , Binocul: Obj. 40/Oc. 20.  
Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, p = präkapillare Verbindung von Arterie und Vene

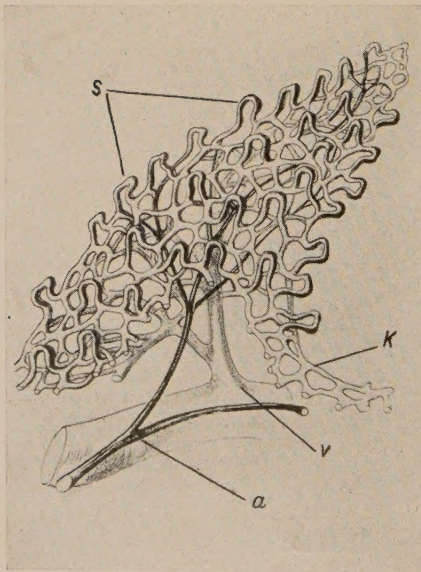


Abb. 3. Gefäßnetz einer komplizierter gebauten Pap. filiformis. Tuscheinjektion. Zunge, Hund, 150  $\mu$ , Binocul: Obj. 40/Oc. 20.

Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, k = Kapillarnetz der Zungenoberfläche (Kapillarnetz ist etwas zu dick gezeichnet), s = Kapillarschlingen



Drittel der Papille einen erheblich breiteren Ast ab, der im Bogen sogleich in die absteigende Vene übergeht, also unter Umgehung des Kapillarkreislaufes. Man wird dabei sofort an die Spannersche arterio-venöse Randschlinge bei der Darmzotte erinnert, obwohl vielleicht die Verhältnisse hier etwas anders liegen. Vor allem verläuft diese Anastomose der Zungenpapille mehr basal und nicht am Rande. Es ist also keine „randständige“.

Einen zweiten, aber durchaus anderen und komplizierteren Typ von Pap. filiformes stellt Abb. 3 dar. Man schaut schräg von unten in das Gefäßnetz der angeschnittenen Papille hinein (die Kapillarschlingen sind etwas zu dick gezeichnet).

Gewöhnlich liegt bei diesem Typ die Ursprungsarterie unter der Vene, zuweilen verlaufen auch beide nebeneinander. Diese Gefäßbildung erweckt den Anschein, als hätte sich aus dem ebenen Kapillarnetz der Zungenoberfläche eine kegelförmige Ausstülpung gebildet, die auf der Außenfläche von kleinen hervorragenden Schlingen besetzt ist und an der Innenseite von Zweigen der aufsteigenden Arterie ausgestülpt und gespeist wird, während der Blutstrom in breiten Ästen in die dünnwandige Vene von ungewöhnlich weitem Lumen zurückkehrt.

Diese Papillenform findet sich an den Seitenrändern der Zunge auch als sogenannter „Epithelzahn“, der bei der Katze ganz besonders stark ausgebildet ist, aber auch beim Hund oft recht beachtliche Dimensionen annehmen kann. Solche Typen liegen besonders in der Umgebung der Papillae circumvallatae, und zwar bald in rundlichen, dicken Formen, bald mit auffallend langgezogener dünner Spitze.

Im Gegensatz zu den Papillae filiformes ist bei den Papillae fungiformes, den pilzförmigen Papillen, die Basis immer schmaler als das freie Ende. Es gibt auch hier zwei Typen (Abb. 4 und 5): einen schlanken einfacheren und einen kompakten komplizierteren. Der letztere findet sich wieder in der Umgebung der Wallpapillen, mit denen er gewisse Ähnlichkeiten aufweist, und der erstere ist oralwärts bis zur Zungenspitze hin ausgeprägt. Die Papillae fungiformes überragen das interpapilläre Epithel bis zu gleicher Höhe wie die Papillae filiformes.

Betrachten wir zunächst die einfachere Form der Pap. fungiformes in Abb. 4: Die aufsteigende Arterie beginnt erst etwa in der Mitte der Zotte sich zu verzweigen, und zwar derart, daß ihre feineren Ästchen sich in der Gestalt einer Kugelkalotte

ausbreiten. Es ist also kein Gefäßknäuel, wie man zuerst annehmen möchte, sondern eine netzartige Hülle, die einen gefäßfreien Bindegewebskomplex umspannt. Daher findet man an Horizontalschnitten der ungefärbten Injektionspräparate einen, durch die gefäßreiche Zottenkuppe umwölbten, gefäßfreien, bindegewebigen Raum. In stärkeren Kanälen sammelt sich das Blut, um in der



Abb. 4. Gefäßnetz der einfacheren Papilla fungiformis. Tuscheinjektion. Zunge, Hund, 150  $\mu$ , Binocul: Obj. 40/Oc. 20.

Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, k = Kapillare



Abb. 5. Gefäßnetz der komplizierter gebauten Papilla fungiformis. Tuscheinjektion. Zunge, Hund, 150  $\mu$ , Binocul: Obj. 40/Oc. 20.

Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, k = Kapillarnetz der Zungenoberfläche. Die Gefäße sind an der Vorder- und Rückseite des Präparates angeschnitten

Vene, die wiederum ein auffallend großes Kaliber hat, dem in der Aponeurosis ausgebreiteten horizontalen Gefäßnetz zuzufließen.

Arterie und Vene laufen nur ein Stück weit parallel. An der Basis der Papille divergieren sie meist. Kommt die Arterie von rechts her, so mündet die Vene nach links hin in das große, flach ausgebreitete Netzwerk der Zungenoberfläche, wie denn überhaupt



in der Zunge des Hundes — im Gegensatz zu der des Menschen — Arterien und Venen meist getrennte Wege einschlagen. In seltenen Fällen sind zwei Arterienstämmchen festzustellen. Die absteigende Vene ist dagegen immer in der Einzahl vorhanden. Meistens begegnet man auch noch zwei oder mehreren feinen Kapillaren, die aus der Umgebung der Papillenbasis gemeinsam mit der Arterie zur Kuppe aufsteigen.

Die GefäßAnordnung der komplizierter gebauten *Papillae fungiformes* (Abb. 5) veranschaulicht man sich am klarsten, wenn man sich vorstellt, daß das flach ausgebreitete Kapillarnetz der Zungenoberfläche eine kolbenartige Ausstülpung erhält, in welche von unten her eine Arterie aufsteigt, die etwa im oberen Drittel sich aufzuzweigen beginnt und allmählich in das Kapillargebiet übergeht. Aus diesem sammeln sich nach unten zu breiter werdende Venenstämmchen, die schließlich in einem sehr weitulmigen Gefäß die Papille verlassen. Auch hier sind wieder Querverbindungen mit dem Kapillarnetz zu verzeichnen. Auf der Abbildung ist der umhüllende Gefäßmantel vorn und hinten angeschnitten, so daß man teilweise in die Zotte hineinschauen kann. Oft ist zu beobachten, daß die Arterie spiralig an der Innenwand des Gefäßmantels herumläuft, ebenso auch die aus dem Netz aufsteigenden Kapillaren. Die *Papillae fungiformes* sind beim Hund niemals gehäuft anzutreffen, wie es z. B. an der Spitze der Menschenzunge der Fall ist. Ihre Verteilung scheint ziemlich gleichmäßig zu sein. Im Querschnitt fanden sich durchschnittlich auf 10 *Papillae filiformes* eine der einfachen *Papillae fungiformes*.

Die *Papillae foliatae* (*Area foliata*), die sogenannten Randorgane, bei Tieren auch *Mayersche Organe* genannt, stellen beim Hund ein kleines, linsen-bohnengroßes, wenig deutliches Gebilde mit 6—7 Spalten dar. Im Gefäßnetz zeichnen sich diese Spalten durch die deutlich erkennbaren Falten ab, welche sie begrenzen. Sie sind gelegentlich stärker, gelegentlich schwächer ausgebildet, aber immer in der Nähe der Wallpapillen nach ihrem Gefäßnetz gut erkennbar, obwohl sie in der Literatur meist beim Hund als rudimentär beschrieben werden. Im Querschnitt erscheint das Kapillarnetz der Zungenoberfläche wie in gleichmäßige Falten gelegt. Diese werden in der Längsrichtung von zwei parallel verlaufenden Gefäßen durchzogen, einer breiten Vene, die epithelwärts liegt und einer schmalen Arterie, die darunter hinzieht. Die Arterie gibt von innen her in Abständen kleinere Zweige

an das tunnelartig ausgespannte Netz ab, und die Venenästchen fließen dann in dem großen Parallelgefäß zusammen. Das Netz ist meist teilweise, selten überall, mit kleinen, aus dem Netz herausragenden Kapillarschlingen versehen, welche die Sekundärpapillen speisen.

Die *Papilla circumvallata* erscheint ihrer Gefäßanordnung nach als eine Vereinigung von Elementen der *Papillae fungiformes* mit solchen des Randorgans. Der Wall hat die Gestalt einer ringförmigen *Papilla foliata*, während das Gefäßsystem der Pa-



Abb. 6. Gefäßnetz der *Papilla circumvallata*. Querschnitt. Tuscheinjektion. Zunge, Hund, 150  $\mu$ , Binocul: Obj. 40/Oc. 20. Die Gefäße sind an der Vorder- und Rückseite des Präparates angeschnitten  
Zeichenerklärung: m = Gefäße der Muscularis, a = Arterie, v = Vene, k = Kapillaren

pille, die sich aus dem Krater erhebt, dem einer *Papilla fungiformis* von annähernd kugeliger Gestalt gleicht. Oppel, Haller und Kunze sind der Ansicht, daß die Wallpapillen aus den Pilzpapillen hervorgehen können. Gmelin, Münch und Stahr bekämpfen diese Ansicht, und Hellmann stellt bedeutende Verschiedenheiten fest, sowohl hinsichtlich ihrer Anlage wie auch ihrer Histogenese. Trotzdem ist diese auffallende Ähnlichkeit, welche sich aus dem Vergleich der Gefäßnetze ergibt, zu erwähnen. Sie berechtigt allerdings nicht ohne weiteres dazu, Schlüsse auf eine genetische Verwandtschaft abzuleiten. Die Hundezunge trägt zwei bis drei Wallpapillen. Sie zeigen ein sehr charakteristisches, wohl ausgebildetes Gefäßnetz. Die Arterie steigt ziemlich selb-



ständig als eigenes Papillengefäß aus der Muscularis auf, gibt mehrere Äste in den umgebenden Wall ab und zweigt sich mit ihrem Hauptstamm in der eigentlichen Papille auf (Abb. 6). In breiten, manchmal ein Netz bildenden Kanälen sammeln sich die Venen, ehe sie in das große Netz fließen, das in der Submucosa horizontal ausgebreitet liegt. Niemals konnte ich beobachten, daß eine Vene neben der Ursprungsarterie in die Muscularis eindringt. Auch hier fällt immer wieder auf, daß sowohl Arterie wie Vene im Papillarkörper die Tendenz haben, spiralig zu verlaufen.

Betrachtet man die einzelnen Anordnungsformen der Gefäßverzweigungen in den verschiedenen Papillen nebeneinander, so drängt sich der Gedanke auf, daß alle diese Sonderformen sich gemeinsam aus dem an anderen Stellen der Zunge (z. B. Unterfläche) flach ausgebreiteten, einfachen Kapillarnetz herleiten lassen. Das mögen die in der Abb. 7 zusammengestellten Typen im Vergleich veranschaulichen:

An der Unterfläche der Zunge liegt subepithelial ein glattes Kapillarnetz. An der Grenze zum Zungenrücken finden sich besonders im aboralen Teil häufig Netzmaschen mit kleinen, gleich hohen, senkrecht stehenden Kapillarschlingen, welche hufeisenförmig aus dem planen Netz hervorragen und die kleinen subepithelialen Papillen des Stratum papillare versorgen (Abb. 7a). In den *Papillae foliatae* (Abb. 7b) ist dieses Netz aufgefaltet vorstellbar. Es kann gelegentlich glatt, gelegentlich mit hervorragenden Schlingen besetzt sein, je nach dem Fehlen oder Vorhandensein von Sekundärpapillen. Auch das darunterliegende Venen- und Arteriensystem hat an der Auffaltung teilgenommen, so daß nunmehr seine Längsvene und -arterie höher gelagert ist als die Gefäße der ebenen Umgebung.

Die beiden Typen der *Papilla fungiformis* (Abb. 7c und d) gleichen kolbenartigen Ausstülpungen des Kapillarnetzes. Bei dem einfacheren Typ ist das Kapillarnetz in der Umgebung des Stils meist mehr oder weniger deutlich ausgebildet, manchmal bis auf minimale Reste reduziert.

Die Gefäße der *Papilla circumvallata* (Abb. 7e) erscheinen als eine kugelförmige Ausstülpung des ebenen Kapillarnetzes, die von einer ringförmig aufgewölbten Falte desselben umgeben ist und in ihrem Inneren mit den zuführenden Arterien und abführenden Venen in Verbindung steht.



Abb. 7. Schema der Gefäßanordnung in den verschiedenen Papillentypen  
a) Kapillarnetz der Zungenoberfläche, teils mit, teils ohne Schlingen  
b) Gefäßanordnung in der Papilla foliata  
c) Gefäßanordnung in der komplizierter gebauten Papilla fungiformis  
d) Gefäßanordnung in der einfacher gebauten Papilla fungiformis  
e) Gefäßanordnung in der Papilla circumvallata  
f) Gefäßanordnung in der komplizierter gebauten Papilla filiformis  
g) Gefäßanordnung in der einfacher gebauten Papilla filiformis



Die kompliziertere Form der Papilla filiformis (Abb. 7 f) gleicht einer kegelförmigen Vorwölbung des flach ausgebreiteten Kapillarnetzes. Arterien und Venen verhalten sich wie bereits beschrieben.

Die einfachere Form der Papilla filiformis (Abb. 7 g) erscheint bei dieser Auffassung in ihrer Gefäßanordnung wie das anfangs erwähnte plane Netz, aus dem einige Kapillarschlingen höher emporragend herausgewachsen sind, andere vielleicht teilweise obliteriert.

Aber das sind nur Vermutungen. Tatsachen sind die typischen Gefäßanordnungen, die aufgezeigt werden konnten. Wie es zu ihrer Entstehung kommt, kann nur das Studium von Entwicklungsreihen ergeben. Aufgestellt werden sollten hiermit nur vergleichbare Stufen einer fortlaufenden Reihe fertiger Formen, gewissermaßen eine „idealistische Morphologie“ der Papillen. Es besteht heute allgemein die Auffassung, daß die differenzierten Gefäße verschiedener Größe ursprünglich mehr aus einem diffusen Netz hervorgegangen sind, und zwar derart, daß ein Teil stärker ausgebildet wurde und sich weiter entwickelt hat, während ein anderer Teil obliteriert (Göppert). Auf welche Weise es dabei zur Sonderung von Arterien und Venen kommt, ist noch nicht genauer bekannt. Wahrscheinlich spielen dabei mechanische, die Strombahn bestimmende Momente des Kreislaufes eine Rolle (Clara 1949).

Oppel schreibt in seiner Arbeit über „Die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße“: „Das einfache Arterienrohr, so, wie es beim Erwachsenen zu finden ist, ist vom morphologischen Gesichtspunkt aus weder ein primärer noch ein sekundärer Ast eines Baumes, sondern ein stärker entwickelter Teil eines von Anfang netzförmig zusammenhängenden Kanalsystems. Es ist der Hauptfluß, der aus einer Deltabildung hervorgegangen ist.“

Und ich möchte diesen Teil der Arbeit schließen mit einem instruktiven Wort von K. E. Baer: „Aus den allgemeinsten Formverhältnissen bildet sich das weniger allgemeine und so fort, bis endlich das speziellste auftritt.“

## II. Teil

### Die arterio-venösen Anastomosen der Hundezunge

Für die Untersuchungen der Strombahnen der Zotte ist es unerlässlich, sie nicht nur vergleichend morphologisch miteinander in Beziehung zu setzen, sondern ihre funktionelle Verknüpfung

mit dem sie basal unterlagernden Gefäßnetz der Tunica propria und der Aponeurosis linguae zu betrachten. Das ergibt sich vor allem wegen des anfangs erwähnten Vorkommens zahlreicher arterio-venöser Anastomosen in dem subpapillaren Gefäßnetz der praekapillaren Arterien und der postkapillaren Venen. Sie sind geeignet, sowohl das Kapillarnetz einzelner Zotten stärker oder schwächer durchströmen zu lassen (basaler arterio-venöser Bogen mancher Zungenpapillen) als auch größere Gebiete des Kapillarnetzes der Aponeurosis sowie der Propria in ihrer Durchströmung zu regeln (arterio-venöse Anastomosen der Tunica propria). Um hier in der Zunge ihre lokale Bedeutung ermessen zu können, ist es notwendig, ihr allgemeines Vorkommen kurz darzustellen. Die speziellen Funktionsverhältnisse für die Hundezunge lassen sich dann aus solchem Vergleich eher erkennen.

Obwohl sich nicht wenige Untersucher vom morphologischen wie vom physiologischen Standpunkt aus seit etwa hundert Jahren mit dem Problem der arterio-venösen Anastomosen beim Menschen und den Säugetieren beschäftigten, werden immer wieder neue Fundstellen beschrieben. Zwar ist die rein morphologische Darstellung in letzter Zeit etwas in den Hintergrund getreten, zugunsten von Untersuchungen aus dem Gebiet der Physiologie und der physiologischen Chemie, und es ist zu erhoffen, daß sie einmal eine endgültige Klärung der verschiedenartigen Funktionen dieser eigenartigen Gebilde erbringen werden. Die umfassenden Darstellungen von Vastarini-Cresi 1902 und von Clara aus den Jahren 1927 und 1939 lassen es als unnötig erscheinen, nochmals einen historischen Gesamtüberblick dieses Forschungszweiges zu geben. Es seien nur einige Arbeiten erwähnt, die von Interesse für das besondere Gebiet der vorliegenden Arbeit sind.

Spanner (1932) fand im Dünndarm zwei verschiedene Formen des Abkürzungskreislaufes: Bei der ersten von ihm untersuchten Gruppe (Mensch, Ratte, Maus, Fledermaus) beobachtete er in der Zottenkuppe eine eigentümliche Einrichtung zur Umgebung des Kapillarkreislaufes, die „arterio-venöse Randschlinge“. Zu der zweiten Gruppe gehörten die Zottentypen im Dünndarm einiger Carnivoren und Ungulaten, welche Kurzschlüsse in der Submucosa des Dünndarms aufzuweisen hatten. Eine gewisse Parallelerscheinung zu dieser Spannerschen arterio-venösen Randschlinge konnte ich, wie bereits erwähnt, in den Papillae filiformes der Hundezunge feststellen. Meistens befindet sich in der



Hundezunge der Kurzschnauze an der Basis oder dem unteren Drittel der Papille. Der arterielle Zweig, der direkt in die Vene läuft, ist immer stärker als derjenige, der die Kapillarversorgung übernimmt, mitunter von doppeltem Kaliber. Allerdings weicht er in seiner äußeren Form nicht von der Ursprungsarterie ab. So wie Spanner bei Carnivoren und einigen Ungulaten in der Submucosa des Darms echte Anastomosen feststellen konnte, gelang es mir, auch in der Submucosa des Dorsum linguae beim Hund solche zu konstatieren und sowohl im dicken Schnitt von Injektionspräparaten die Lokalisierung anzugeben als auch im histologischen Präparat ihren typischen mikroskopischen Aufbau zu erweisen.

M. Brown (1937) hat als erste in der Hundezunge arterio-venöse Anastomosen histologisch beobachtet. In ihrer Studie beschreibt sie die außerordentlich reiche Nervenummüllung, die den Verlauf der Anastomose durch ihre Dichtigkeit widerspiegelt. Sie unterscheidet zwei Arten von Nervenfasern: 1. Dünne marklose, die in der Media des Suquet-Hoyer-Canal (englische Bezeichnung für arterio-venöse Anastomose) endigen. 2. Dicke markhaltige Fasern, die hauptsächlich in der Adventitia lokalisiert sind.

Die dicken Fasern werden für Vasorezeptoren gehalten und die dünnen, die in der modifizierten Media endigen, für Vasokonstriktoren, welche die Aufgabe haben, die arterio-venösen Anastomosen in Tätigkeit zu setzen.

Märk (1941, 1942) hat eingehende Untersuchungen an Lippen und Nasen beim Menschen und einer Reihe von Säugetieren angestellt und arterio-venöse Verbindungen in verhältnismäßig großer Zahl gefunden. Im Bereiche der Kurzschnäusle stellte er wie andere Beobachter (Grosser, Spanner u. a.) vor ihm überall weitläufige Venengeflechte fest. Ich konnte das für die Hundezunge bestätigen, während die Zungen von Mensch, Katze und Meerschweinchen in dieser Beziehung ein durchaus anderes Verhalten aufweisen. Die Wiener Inauguraldissertation von W. Lechner (1929) beschäftigt sich mit Lage-Form-Größen- und Konsistenzveränderungen der Hundezunge. Er hat auch mit der Injektionsmethode gearbeitet. Die von ihm vermuteten abgrenzbaren Schwellkörper konnte er nicht finden. Dagegen stellte er fest, „daß die Zungengefäße der Caniden imstande sind, erheblich größere Mengen Blutes zu fassen, als ihnen entsprechend der Größe des Organs

zukäme“. (Leider war es mir nicht möglich, die Abbildungen zu erhalten.) Beim Hund hat man auffallenderweise an sehr vielen Stellen des Körpers arterio-venöse Verbindungen gefunden.

Hoyer (nach Clara) gehörte zu den ersten, die einwandfrei arterio-venöse Anastomosen bei Tieren feststellten. Er fand sie beim Hund an den Ohren, Grosser an den Extremitätenenden, an den Zehenballen dagegen scheinen sie ihm zu fehlen. Märk beschrieb sie in der Lippe und Nasenspitze, Kulczycki (nach Clara) schildert ihr Vorkommen im Bereich der Hautarterien. Er konnte beobachten, daß die Injektionsmasse von den Arterien direkt — d. h. ohne Vermittlung der Kapillare — in die Venen übergetreten war. Watzka traf sie „in schönster Ausbildung“ im Ovar. Spanner fand sie in der Submucosa des Hundedünndarmes. In den meisten Fällen wurden auffallend große Venen im Bereich der Fundstellen beschrieben, auch ganze Venennester, wie sie Spanner am Hundedünndarm abbildet, oder knäuelartige Formen, wie sie in der Fingerbeere und im Nagelbett vom Menschen vorkommen (Clara, Schumacher, Märk u. a.). Auch an meinem Objekt fielen immer wieder die außerordentlich dicken Venen und ihre dichte netzartige Ausbreitung auf. Sie sind trotz ihres weiten Lumens sehr dünnwandig.

Vergleicht man die Gefäßverhältnisse der Zunge beim Hund mit denen von Kaninchen, Katze und Meerschweinchen, so fällt sofort auf, daß die Arterien und Venen bei diesen drei letzteren meistens parallel miteinander verlaufen, und daß der Kaliberunterschied zwischen beiden gering ist. Es war mir, was danach zu erwarten war, auch nicht möglich, in der Submucosa bei Katze oder Meerschweinchen Anastomosen aufzufinden. Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, daß vielleicht doch hier und da kurze Querverbindungen bestehen. Das Material, das ich von diesen Tieren untersucht habe, war bei weitem nicht so umfangreich, wie das vom Hund. A. Dawelow fand am aborallen Teil der Menschenzunge wesentlich stärker ausgebildete Venen als in den vorderen Teilen der Zunge und konnte hier dementsprechend auch einige Verbindungen zwischen ihnen und den Arterien feststellen. Sie können danach aber beim Menschen keinesfalls so zahlreich sein wie beim Hunde. Ähnliche Befunde konnte Märk in der menschlichen Lippe erheben. Er beobachtete „weiträumige, dickmaschige Venennetze“ und fand trotz eifrigen Suchens nur einige wenige kleine Anastomosen. Wie die meisten Beobachter konnte auch ich keine



Drosselvenen finden. Clara hält dies für ein Charakteristikum der Venen im Bereiche der Anastomosen, und zwar solcher Kurzschlüsse, die eine Verschlußfähigkeit besitzen.

Um die erforderliche Klarheit für die Abgrenzung des in Rede stehenden Begriffes zu erreichen, definiert Benninghoff arterio-venöse Anastomosen „als Kurzschlüsse zwischen kleinen Arterien und Venen, die in der Regel dort auftreten, wo die Umgehung des Kapillarnetzes im versorgten Gebiet keinen Schaden anrichtet. Daher finden sie sich vorzugsweise in Organen, deren Kapillarnetz viel ausgedehnter ist, als es nur zur Ernährung notwendig wäre“. Kurzschlüsse, die im Bereich des Kapillargebietes liegen oder ihm eben vorgeschaltet sind, rechnen sowohl er als auch Clara nicht zu den echten arterio-venösen Anastomosen. Letzterer fordert unbedingt die völlige Verschlußfähigkeit, was für Spanners arterio-venöse Randschlinge in der Darmzotte nicht zutrifft, da Spanner selbst angibt, sie werde immer von Blut durchströmt. Ähnlich wird es sich auch mit dem von mir in den Papillae filiformes beobachteten Kurzschlüssen verhalten. Dagegen wird man die von mir in den darunter liegenden Gefäßgebieten beschriebenen Verbindungen sicher für echte arteriovenöse Anastomosen halten müssen. Die Bautypen der Verbindungen von Arterien und Venen können sehr verschiedener Art sein, und es ist schwer eine Definition zu finden, die allen gerecht wird.

So nehmen z. B. die Watzkaschen Befunde am Rinderlymphknoten eine Sonderstellung ein. Hier gehen von sehr muskelstarken Arterien, die mit einer deutlichen *Elastica interna* ausgestattet sind, kleine Venen als Seitenäste ab. Ein spezifisch gebauter Abschnitt ist zwischen Arterien und Venen nicht eingeschaltet, jedoch kann man in den Venenstämmchen bald nach ihrem Abgang starke Muskelringe wahrnehmen. Auch seine Befunde im Uterus des Rehes und in der Submucosa des Magens gehören zu diesen Abweichungen. Watzka schreibt darüber: „Es handelt sich um verhältnismäßig weite Arterien, von denen seitlich kleine Gefäße abgehen, die sich als Venen erweisen.“ Er ist der Meinung, daß die muskulösen Intimawülste, die sich kurz vor der Anastomosenöffnung in der Arterie finden und die kräftigen Muskelringe beim Beginn der Vene ausreichen, um einen vollständigen Verschluß zu bewirken.

Zur klaren, zweifelsfreien Charakterisierung der typischen arterio-venösen Anastomosen dagegen ist das Vorhandensein von drei

Gefäßabschnitten erforderlich: ein arterieller, ein anastomotischer und ein venöser Schenkel. Zu den morphologischen Eigentümlichkeiten des mittleren anastomotischen Schenkels gehören folgende Merkmale: er ist selten gerade, meist zeigt er einen geschlängelten oder gewundenen Verlauf oder es findet eine Art Knäuelung statt. Er besitzt keine *Elastica interna*. (Grosser, Clara, Watzka u. a.). Sein Lumen ist von Längsmuskelbündeln umgeben, deren Zellen epitheloide Modifikationen aufweisen und welche die Fähigkeit haben, einen völligen Verschuß herbeizuführen. Wenn man die Kurzschlüsse in der Submucosa der Hundezunge betrachtet, so hat man sofort den Eindruck, daß es sich hier einwandfrei um solche typischen Verbindungen zwischen Arterien und Venen handelt, welche der strengen Definition des Begriffes „arterio-venöse Anastomosen“ entsprechen.

### Befunde

Bei Durchsicht der Horizontalschnitte injizierter Zungen zum Studium der Papillengefäße fielen zahlreiche kurze gewundene oder geschlängelte Gefäßabschnitte auf, welche durch ihre bedeutendere Breite im Verhältnis zu den Arterien ausgezeichnet waren, denen sie an- oder aufgelagert erschienen. In den 150  $\mu$  dicken ungefärbten Gefrierschnitten kann man mit Hilfe des Binoculars ein wunderschönes plastisches Bild in völliger Klarheit durch mehrere Tiefenschichten hindurch erhalten. Wenn man von innen nach außen schaut, so ist in Abb. 8 bei a die Muscularis von einem senkrecht zur Zungenoberfläche aufsteigenden Ast der Arteria lingualis eben verlassen worden. Sobald er die Aponeurosis linguae erreicht, biegen seine Seitensprossen fast rechtwinklig um und bilden nun ein weitläufiges Verzweigungssystem. Wir finden parallel verlaufende Strecken, die manchmal mit den Anordnungslinien der Papillen übereinstimmen, dann solche, die spitzwinklige Gabelungen machen oder auch große Bogen bilden, die wieder zum ursprünglichen Gefäß zurückkehren. Im hinteren Teil der Zunge verlaufen die Arterien häufig parallel miteinander und zeigen die Neigung zu Gitterbildung. In gleichmäßigen Abständen sieht man kleine Äste das eben beschriebene Gefäß verlassen und in der Tiefe je in einer Zungenpapille verschwinden. Unter dieser flächenartig ausgebreiteten Arterien-schicht, die bei guter Injektion vollkommen schwarz erscheint, dehnt sich eine viel engmaschigere Lage von graugefärbten Venen aus. Entweder haben diese Gefäße ein Ka-



liber, welches dasjenige der Arterien um ein mehrfaches übertrifft oder die stärkeren Stämme sind wie auf Abb. 8 durch ein dichtes Netz von feinen Queranastomosen verbunden. Von unten her kommen aus den Zotten die einzelnen Ursprungszweige (auf der Abb. 8

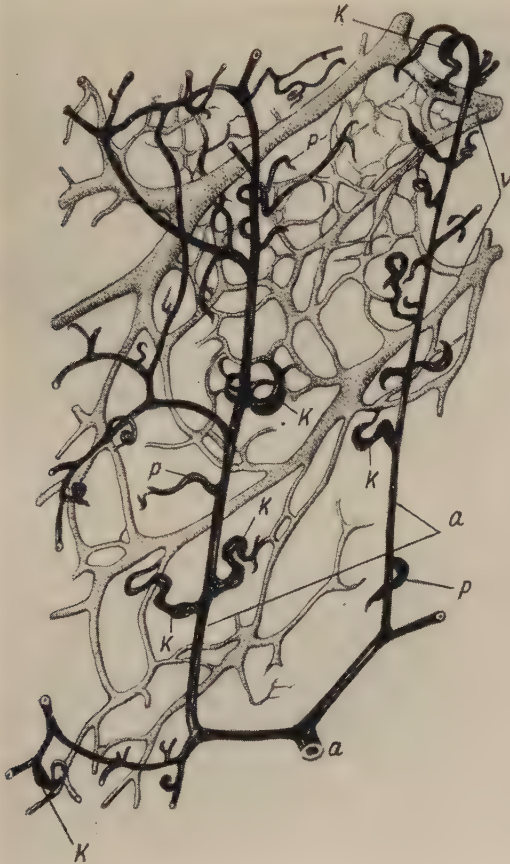


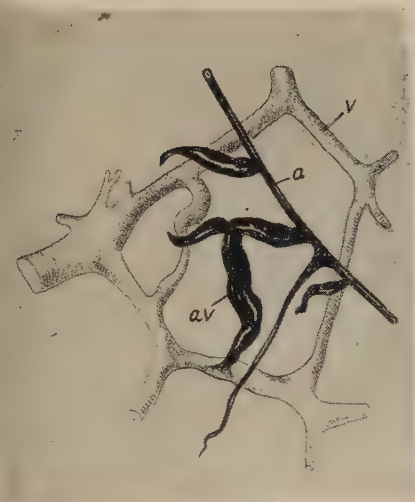
Abb. 8. Arterio-venöse Anastomosen. Tuscheinjektion. Zunge, Hund Horizontalschnitt, 150  $\mu$ .  
Binocul: Obj. 40/Oc. 20.

Zeichenerklärung: a = Arterien, v = Venen, k = arterio-venöse Kurzschlüsse, p = Papillargefäße

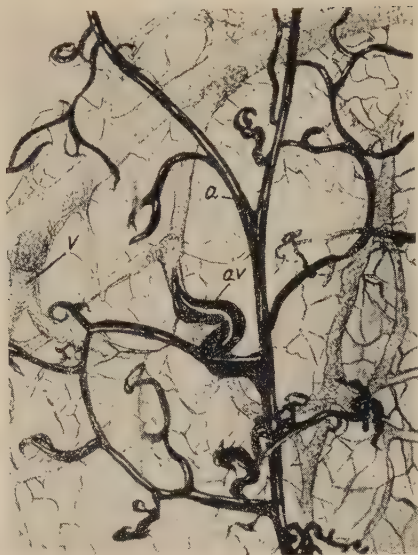
sind sie fortgelassen, um die Klarheit nicht zu beeinträchtigen) und münden senkrecht in die horizontal ausgebreitete Venenfläche. Unter dieser erkennen wir die zarte Schicht der Netzkapillaren der Zungenoberfläche. Sie ist auf Abb. 10 besonders gut zu sehen. In gewissen Abständen mehr oder weniger in der Tiefe verschwin-

dend, erkennt man Andeutungen der Papillengefäße. Bei stärkerer Vergrößerung kann man einwandfrei den Übergang von den Arterien zu den Venen verfolgen. Rechts oben in Abb. 8 spaltet sich die Arterie in zwei Äste. Der eine geht als Anastomose in die darunterliegende Vene, der andere biegt ab, um in der Tiefe (vom Beschauer her) im Papillarkörper zu verschwinden. Diese Art der Verzweigung (Abb. 9) ist von den meisten Untersuchern an arteriovenösen Anastomosen ganz verschiedener Tiere und Organe beobachtet worden (Grosser an der Fingerbeere, Clara u. a. m.). Clara hält sie geradezu für charakteristisch. Sie ließen sich auch sehr häufig feststellen. Nach den Untersuchungen, die Clark am Kaninchenohrlöffel gemacht hat, entspringen die Anastomosen in der Mehrzahl von kleinen Arterien, nur in einzelnen Fällen von solchen mit größerem Kaliber. Auch das fand sich an meinem ganz andersartigen Objekt bestätigt. Die Anastomosen verlaufen selten fast gerade mit nur geringer Schlängelung. Meistens sind sie S-förmig gewunden, gleich denen, welche Clara am Kaninchenohr und auch Märk (1942, Abb. 1) in einem Wachsplattenmodell aus der Unterlippe eines Kalbes rekonstruiert hat oder gelegentlich auch korkzieherartig aufgedreht. Schon Sucquet sind solche „korkzieherartigen Windungen“ im Bereich der Übergangsstellen aufgefallen. Die meisten werden teilweise überdeckt oder überlagern sich selbst so, daß man ihren Verlauf nicht von Anfang bis zum Ende verfolgen kann. In den vielen Serienschnitten, die durchgemustert wurden, fand sich eine Fülle von vollständig übersehbaren Anastomosen. Die Abb. 9, 10 und 11 stellen einige der immer wiederkehrenden Formentypen dar. In Abb. 9 und 11 ist der Kaliberunterschied zwischen der Arterie und der abzweigenden Anastomose besonders deutlich. Während sie in Abb. 10 aus einer Astgabel ihren Ursprung nimmt, was übrigens verhältnismäßig selten vorkommt, stellt Abb. 9 einen Fall dar, in dem eine Aufzweigung in Papillenarterie und Anastomose stattfindet, und Abb. 11 läßt den Kurzschluß von einer gerade verlaufenden Arterie abgehen. Häufig beginnt der arterielle Schenkel mit einer kolbenartigen Verdickung und behält in der Windung oder Schlängelung diesen Umfang bei, um dann, immer dünner werdend, manchmal mit seinem auffallend langen venösen Schenkel die Verbindung zur Vene hin aufzunehmen. Andere zeigen zwischen Arterie und Anastomose eine ringartige Einschnürung. Es kann aber auch eine trichterartige Mündung in die Vene erfolgen, aber diese Art scheint





9



10



11

Abb. 9, 10, 11. Verschiedene Formen von arterio-venösen Anastomosen  
 Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, av = arterio-venöse Anastomose

bei der Hundezunge seltener zu sein. Die Verschiedenartigkeit der Form ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß die Anastomosen eine selbständige Kontraktionsfähigkeit besitzen, die sogar soweit geht, daß der Öffnungs- oder Schließungsrhythmus benachbarter Kurzschlüsse, wie von Clark am Kaninchenohr festgestellt wurde, zeitlich verschieden sein kann und auch unabhängig

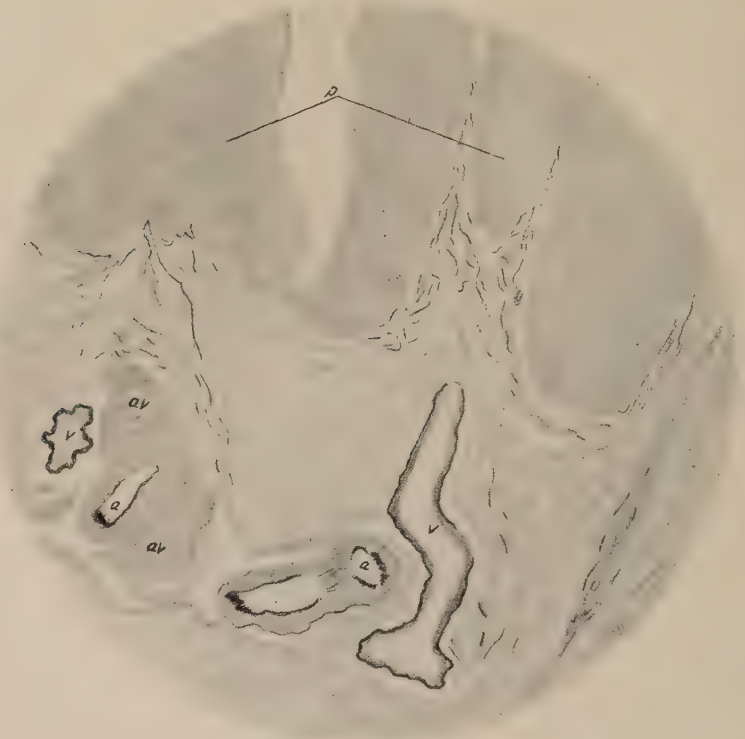


Abb. 12. Übersichtsbild zur Lage der arterio-venösen Anastomosen. Zunge, Hund, Querschnitt, 8  $\mu$ , Resorcin-Fuchsin. Vergr. 10/1.

Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, av = arterio-venöse Anastomose, p = Papille

von dem der Ursprungsarterie oder dem der Mündungsvenen erfolgen kann. Ja, die Unabhängigkeit soll so vollkommen sein, daß eine Anastomose, die verzweigt ist, jeden Schenkel rhythmisch verschieden vom anderen kontrahieren kann. Clark konnte das in seinen sehr interessanten Versuchen am lebenden Tier nachweisen und in kinematographischen Aufnahmen festhalten. Er und seine Mitarbeiter haben am Kaninchenohr mit Hilfe einer Glimmerplatte auch das Entstehen von arterio-venösen Anasto-



mosen nach operativen Eingriffen beobachtet. R. G. Abell bringt eine Abbildung solcher Neubildungen, die zunächst keine Abweichung von den Arteriolen zeigen, aus denen sie gebildet worden sind. Ein Teil von ihnen obliteriert, während eine kleine Anzahl nach längerer Zeit erst die Eigenschaften der typischen arterio-venösen Anastomosen bekommen soll. Die von Clark gemachten

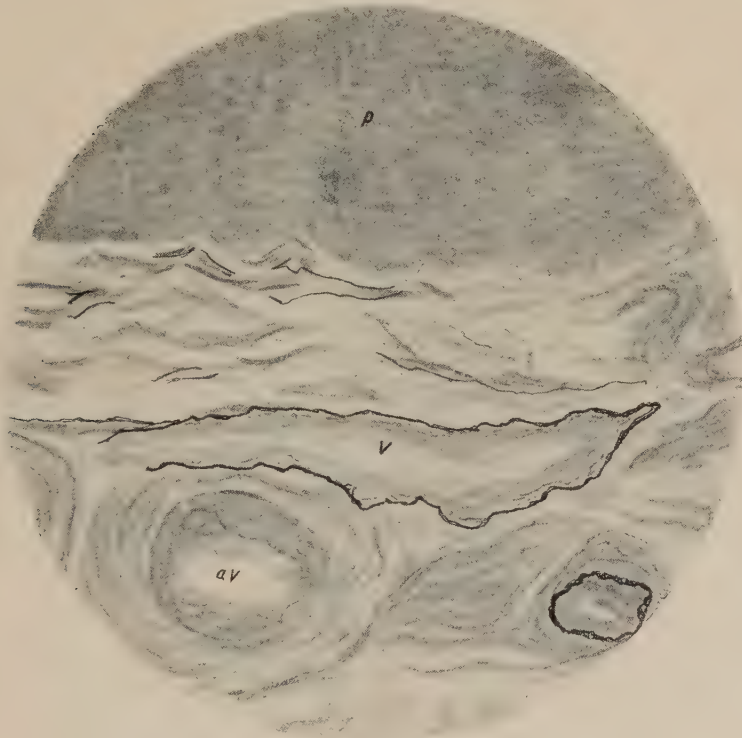


Abb. 13. Arterio-venöse Anastomosen bei stärkerer Vergrößerung. Zunge, Hund Querschnitt, 8  $\mu$ , Resorcin-Fuchsin. Vergr. 45/1.

Zeichenerklärung: a = Arterie, v = Vene, av = arterio-venöse Anastomose, p = Papille

Angaben, daß lebhaftere Tiere einen größeren Reichtum von Kurzschlüssen aufweisen als phlegmatische Tiere, konnte ich leider nicht kontrollieren, da das Material in dieser Richtung nicht mehr nachgeprüft werden konnte.

Die histologischen Befunde wurden fast ausschließlich an nicht injiziertem Material vorgenommen. An Querschnitten gewinnt man ein besonders übersichtliches Bild (Abb. 12). In der schmalen Lage der Submucosa, die zwischen der Papillen tragen-

den Schicht und der Muscularis eingebettet liegt, finden sich die Anastomosen regellos verteilt. Sie kommen gehäuft oder vereinzelt vor und können auch eine Strecke weit ganz fehlen. Meist beobachtet man in der Nähe einer Arterie oder Vene mehrere Anastomosen, wie ja nach den oben festgestellten gewundenen und aufgedrehten Formen durchaus zu erwarten ist. Ihre Lumina sind unregelmäßig, bald schlitz- oder spaltartig, bald sternförmig oder auch völlig verlegt, jedenfalls immer eingengt durch dicke Längsmuskelbündel, deren Zellen kürzer sind und ovale oder rundliche Kerne besitzen (Abb. 13). Sie sind blasser und chromatinärmer als die der Muskelzellen in der Arterie. Eine Ringmuskelschicht umgibt die Gefäßlumina und in den meisten Fällen sind mehrere von ihnen gemeinsam mit der Arterie in ein lockeres Bindegewebe von

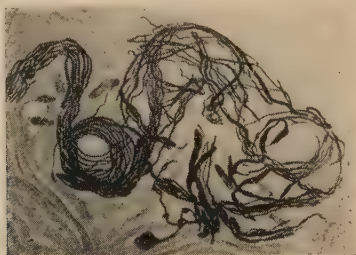


Abb. 14. Darstellung der Nervengeflechte der arterio-venösen Anastomose. Zunge, Hund (nach Brown)

kollagenen Fasern gleichsam wie in einen Mantel eingehüllt. Dieses ganze Gebilde ist dann häufig durch Spalten oder Zwischenräume von dem umgebenden Gewebe getrennt. M. Brown deutet diese lockere Gewebszone als Anpassung zur Erweiterung der Gefäße, was einleuchtend erscheint. Auch das völlige Fehlen der elastischen Elemente spricht für diese Deutung. Der Übergang von der Arterie zur Anastomose ist durch ein allmähliches Aufhören der *Elastica interna* gekennzeichnet, mit gleichzeitigem Auftreten von epitheloid modifizierten Muskelzellen in der Arterienwand. Die Vereinigung mit der Vene dagegen ist charakterisiert durch einen plötzlichen Schichtenabfall der muskelstarken Anastomosenwand zur dünnen Umhüllung der Vene mit typischer *Elastica*. Der histologische Bau der Kurzschlüsse ist beim Hund von großer Regelmäßigkeit. So konnte ich also die histologischen Befunde von Brown in jeder Hinsicht bestätigen und die Anastomosen erst-

malig im Injektionspräparat sichtbar machen und lokalisieren: Zur Abrundung des mikroskopischen Bildes wurde die Darstellung aus der Arbeit von Brown wiedergegeben, um die überaus reiche nervöse Versorgung der Anastomose aufzuzeigen. Die Nervenfasern umhüllen geradezu wie ein dichtes Geflecht den ganzen Verlauf des Kurzschlusses (Abb. 14).

### **Zur funktionellen Bedeutung**

Nach der Auffassung der meisten Autoren (Grosser, v. Schumacher, Clara, Wezler, Böger u. a. m.) können die arterio-venösen Anastomosen sehr verschiedenartige Funktionen im Körper erfüllen. Nahm man in früherer Zeit an, daß sie wärme- oder druckregulatorischen Zwecken dienen, so schreibt man ihnen heute auch noch chemische Aufgaben zu oder gibt ihnen Beziehungen zur Tastfunktion.

Welche Besonderheiten hat nun der Hund im Verhältnis zu anderen ihm nahestehenden Tieren und warum muß man vielleicht auch der Hundezunge und ihren arterio-venösen Anastomosen eine gewisse Ausnahmestellung einräumen?

Während die meisten Tiere, etwa Pferd und Schaf, nachweisbar an der gesamten behaarten Körperoberfläche schwitzen, ist bei Carnivoren unter normalen Verhältnissen ein Schweißaustritt nur an den Sohlenballen zu erkennen. (Nach Pilokarpininjektion ist allerdings auch beim Hund ein geringgradiges Schwitzen an der behaarten Körperoberfläche festgestellt worden (Scheuert, Trautmann, Krzywazek). Ist dem Hund die ausreichende Fähigkeit zur Transpiration versagt, so steht dem gegenüber die merkwürdige Eigentümlichkeit des „Hacheln“ oder „Hecheln“, die den anderen Tieren, ausgenommen den Carnivoren, wiederum fehlt. Lechner gibt an, daß es auch gelegentlich bei Katzen in geringem Maße vorkommt. Doch diese Erscheinung ist wohl nicht anders aufzufassen, als schließlich auch das Zungeherausstrecken der Menschen nach anstrengendem Laufen. Die Zungen von Menschen und Katzen zeigen jedenfalls im Hinblick auf das Verhältnis von Venen zu Arterien keinerlei Besonderheiten, während die Hundezunge, wie oben dargelegt worden ist, in einem auffallenden Gegensatz zu den beiden erstgenannten steht.

Hunde „hacheln“ bei freudiger Erregung, bei körperlicher Anstrengung und bei starker Erhöhung der Außentemperatur. Alle drei Ursachen bedingen eine erhöhte Pulsfrequenz und damit auch



eine gesteigerte lokale Hautdurchblutung. Es ist nun mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die arterio-venösen Anastomosen der Hundezunge der Regulation dieser gesteigerten Anforderungen dienen.

B e n n i n g h o f f hält es für ungewiß, ob die Kurzschlüsse im allgemeinen eine Rolle im Wärmehaushalt spielen. G r o s s e r meint, daß für die Wärmeregulation schon der Umstand spricht, daß sie bei Reptilien fehlen. Eine Öffnung der Anastomosen würde die Wärmeabgabe herabsetzen, das Kapillargebiet würde, aus dem Kreislauf ausgeschaltet werden und durch seine kleinere Oberfläche weniger Wärme abgeben, als es normalerweise der Fall ist, wenn bei geschlossener Anastomose der längere Weg durch die große Oberfläche des volldurchströmten Kapillarnetzes eingeschlagen wird. Von S c h u m a c h e r, C l a r a, G r a n d, B l a n d, B r o w n, L e c h n e r u. a. haben ähnliche Auffassungen vertreten, während C l a r k zwar die Beobachtung teilt, daß die Verbindungen von Arterien und Venen sich besonders häufig an Stellen finden, welche mechanischen und thermischen Reizen ausgesetzt sind. Er hält aber dennoch einen ursächlichen Zusammenhang zwischen solchen Körperstellen und dem Auftreten der Anastomosen nicht für berechtigt. Mir scheint, daß für die Hundezunge doch wohl solche Bewirkungen anzunehmen sind, und zwar aus folgenden Gründen: Sie hat zwei Zustandsformen. In der Ruhe liegt sie vor äußeren Einwirkungen geschützt, im Munde. Vermutlich sind dann die Anastomosen geöffnet. Bei körperlicher Anstrengung hängt der Hund sie zum Maul heraus und bewegt sie schnell hin und her je nach dem Grade der Beschleunigung seiner Atmung. Wenn man sich dazu eine ausgiebige Kontraktionstätigkeit der Anastomosen vorstellt, wie sie am Kaninchenohr einwandfrei im Leben beobachtet worden ist, so müßte in kurzer Zeit eine große Menge Blut zur Abkühlung kommen. Die Annahme H o l z l ö h n e r s, daß arterio-venöse Anastomosen überall dort zu finden sind, wo mit besonders starken Wasserabgaben zu rechnen ist, dürfte auch für die Hundezunge zutreffen. M ä r k schildert nun, daß er in der Hundelippe regellos verteilt eine überaus große Zahl von arterio-venösen Kurzschlüssen gefunden habe und stellt fest, daß auch solche bei Meerschweinchen und Eichhörnchen anzutreffen waren. Bei diesen lagen sie an der Innenseite der Lippe, während sie beim Hund in der äußeren Lippe lokalisiert sind. Er vermutet, daß vielleicht die Platzfrage diese Verschieden-

heit bedingt. Sollten nicht die zahlreichen Anastomosen der äußeren Hundelippe als zusätzliche Möglichkeiten dem Hacheln bei-geordnet sein, um die mangelnde Schweißabsonderung auszugleichen? Wären nicht vielleicht die von Kulczycki an den Hautarterien gefundenen Anastomosen auch in ähnlicher Weise zu deuten?

Ob von den arterio-venösen Verbindungen auch chemische Aufgaben erfüllt werden im Sinne v. Schumachers, der vermutet, daß die epitheloid modifizierten Zellen bei ihrer Entquellung einen gefäßwirksamen Stoff vom Typus des Acetylcholins abgeben, muß wohl erst durch weitere Untersuchungen endgültig geklärt werden.

Masson weist auf die innige Beziehung zwischen Nerven-geflechten und Anastomosen hin. Er bezeichnet sie als eingehüllt „dans un bloc adventitial constitué presque exclusivement par du tissu nerveux qui l'isole du derme“ und deutet sie als Regulatoren des Tastsinns, da er sie immer in der Region lokalisiert fand, in welcher der Tastsinn am meisten entwickelt ist.

Ob nun eine arterio-venöse Anastomose eine der eben beschriebenen Aufgaben erfüllen kann oder deren mehrere, das zu entscheiden, müssen wir der Zukunft überlassen. Dem Morphologen bleibt nur die Aufgabe, neue Fundplätze festzustellen, um die Unterlagen für die physiologischen und physiologisch-chemischen Untersuchungen zu bieten in der Hoffnung, daß sie doch eines Tages zu einer endgültigen Klärung führen werde.

### Ergebnisse der Untersuchungen

Es wurde das Gefäßnetz der Zungenpapillen des Hundes untersucht und daneben das subpapilläre Gefäßnetz auf der Aponeurosis linguae als diesem vorgeschaltetes System mitberücksichtigt. Zur Verwendung kamen kapillare Tuscheinjektionen an dicken Schnitten (150—200  $\mu$ ).

Den verschiedenen Typen von Papillen entsprechen bestimmte Typen von Gefäßnetzen. Die Vergleichung der Gefäßgebiete der Papillen ergab die Notwendigkeit vom Gefäßnetz des nicht papillenträgenden Teiles der Zunge (Unterfläche) auszugehen: Im plan ausgebreiteten Kapillarnetz ohne hervorragende Zotten tragen die Papillae occultae des stratum papillare subepitheliale, hufeisenförmige Gefäßschlingen, welche sich über dem eben ausgebreiteten Kapillarnetz erheben. Dieses Kapillarnetz wird beim Hund — im Gegensatz zu den Zungen vieler anderer Tiere — meist durch ein-

zelne, also nicht miteinander verlaufende Arterien und Venen versorgt.

Eine einfachere Form der *Papillae filiformes* zeigt über einem hufeisenförmigen Grundriß, der nach aboral offen ist, einen meist etwa siebenzipfligen Bindegewebsstock. Die höchste dieser Sekundärpapillen befindet sich am oralen Ende des hufeisenförmigen Grundrisses.

Die Arterie steigt meist am vorderen Rande dieser höchsten apikalen Sekundärpapille aufwärts, um dann in bogenförmigen Schlingen stufenförmig nach hinten abzufallen.

Gelegentlich findet man bei dieser Form nahe der Basis der Hauptarterie eine von dieser ausgehende bogenförmige Verbindung zur Vene hin, eine basale Analogie zu der Spannerschen Randschlinge der Dünndarmzotte.

Eine zweite, kompliziertere Form der *Papillae filiformes* findet sich weiter hinten in der Nähe des *Sulcus terminalis* nahe den *Papillae circumvallatae* sowie an den Randteilen der Zunge, am Übergang zur papillenlosen Unterfläche. Sie besitzt ein kegelförmig ausgebreitetes Kapillarnetz, aus welchem in wechselnder Zahl hufeisenförmige kleinste Schlingen herausragen. Der Hohlkegel dieses Gefäßnetzes wird von seinem bindegewebigen Kernteil her, von den Verzweigungen je einer Arterie und Vene gespeist.

Eine einfachere Form der *Papillae fungiformes* trägt meist am oberen Ende von zwei langen in der verschmälerten Basis verlaufenden Arterien und Venen ein hohlkugelartiges Kapillarnetz mit gefäßfreiem bindegewebigem Kern entsprechend den knopfförmigen freien Ende der Papille. Dem schmalen Teil fehlt meist ein Kapillarnetz.

Eine zweite, kompliziertere Form der *Papillae fungiformis* besitzt in ganzer Ausdehnung ein zylindrisch ausgebreitetes Kapillarnetz.

Die *Papillae foliatae* (*Area foliata*) erscheinen als faltenförmig aufgewölbte Teile des ursprünglich ebenen Kapillarnetzes. Arterie und Vene liegen in der Längsrichtung der Falte und sind mit ihr über das Niveau der gleichgroßen Nachbargefäße mit der Falte emporgehoben. Auch dieses Kapillarnetz ist mit kleinen hufeisenförmigen Schlingen entsprechend der Sekundärpapillen besetzt.



Die *Papillae circumvallatae*: Der umgebende Ringwall gleicht einer ringförmig gebogenen *Papilla foliata* in jeder Hinsicht. Die eigentliche Papille erhält basal eine eigene aus der Tiefe der Muskulatur aufsteigende Arterie, welche in komplizierten Verzweigungen und Anastomosen zu den zahlreichen hufeisenförmigen Schlingen der Sekundärpapillen aufsteigt. Die prä- und postkapillaren Gefäße laufen in den komplizierteren *Papillae fungiformes* und in den *Papillae circumvallatae* oft mehr oder weniger deutlich in gekreuzten Richtungen, das heißt in zwei gegenläufigen Schraubenwindungen.

Das subpapilläre Gefäßnetz zeigt eine Anordnung der Papillen in schräg verlaufenden Reihen parallel zu den Schenkeln des V-förmigen *Sulcus terminalis*. Die Papillen stehen darauf hintereinander ausgerichtet und gleichzeitig auf Lücke, zu denen der Nachbarreihen, also in sich kreuzenden Diagonalen. Die Hauptvenen entsprechen den Hauptdiagonalen, besonders deutlich ist es in den hinteren Teilen des *Dorsum linguae*. Die Arterien laufen überwiegend parallel den Venen und tiefer als sie. Gabelungen der Arterien folgen den Nebendiagonalen. Als wesentlicher Befund dieser Schicht (auf der *Aponeurosis linguae*) wurden zahlreiche arteriovenöse Anastomosen festgestellt. Diese zeigen die typische S-förmige Gestaltung. Die histologische Untersuchung am dünnen Schnitt erweist sie als echte arterio-venöse Anastomosen im strengsten Sinne mit allen für diese zu fordernden Einzelbestandteilen. Diese Anastomosen fehlen den meisten anderen Tieren oder sind bei ihnen selten (vergleichsweise untersucht wurden Kaninchen, Meerschweinchen, Katze, Mensch). Sie wurden funktionell mit dem „Hecheln“ oder „Hacheln“ des Hundes in Zusammenhang gebracht. (Heraushängen der verlängerten Zunge bei erhöhter Atemfrequenz.) Es wurde angenommen, daß die Anastomosen bei der im geschlossenen Maul liegenden ruhenden Zunge geöffnet sind und so eine nur geringe Durchströmung des oberflächlichen Kapillarnetzes bewirken. Beim „Hecheln“ wird ihr Verschluß angenommen, so daß das Kapillarnetz der Oberfläche reichlich durchströmt ist. Durch Oberflächenvergrößerung und stärkerer Durchblutung bei erhöhter Atmungsfrequenz würde eine erhöhte Wärmeabgabe bei gleichzeitig erhöhter Verdunstung des benetzenden Speichels und somit eine Abkühlung erreicht. Es bestünde danach ein Zusammenhang zwischen dem Fehlen von Schweißdrüsen in der Haut, der eigentümlichen Gewohnheit des „Hechelns“ der Ca-

niden und dem Vorhandensein der arterio-venösen Anastomosen. Im Sinne der Temperaturregelung würden also die arterio-venösen Anastomosen gewissermaßen als Ersatz für die fehlenden Schweißdrüsen eintreten.

## **Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System**

### **Zusammenfassung**

Untersuchungen am Gefäßnetz der Zungenpapillen des Hundes an dicken Schnitten (mit Verwendung kapillarer Tuscheinjektion) ergaben, daß verschiedenen Typen von Papillen verschiedenen Typen von Gefäßnetzen entsprechen.

Dieses Kapillarnetz wird beim Hund im Gegensatz zu Katze, Meerschweinchen u. ä. meist durch einzelne nicht miteinander verlaufende Arterien und Venen versorgt. Im subpapillaren Gefäßnetz (auf der Aponeurosis linguae) wurden ebenfalls am Injektionspräparat arterio-venöse Anastomosen mit typisch s-förmiger Gestaltung beobachtet. Die histologische Untersuchung am dünnen Schnitt erwies das Vorhandensein aller Merkmale, die für echte a. v. Anastomosen im strengsten Sinne zu fordern sind.

## **Изучение языка при оценке его как функциональная система**

### **Краткое содержание**

Исследования сосудистой сетки сосочков языка собаки в толстых срезах (при инъекции капилляров тушом) обнаружили, что различным типам сосочков соответствуют различные типы сосудистой сетки.

## **Preliminary Studies on the Tongue as a Functional System**

### **Summary**

Investigations on the vascular network of the papillae of the tongue in dogs in thick slices (by means of capillary injection of Indian ink) have revealed that different types of vascular network correspond to different types of papillae.

## Etudes préliminaires sur la langue comme système fonctionnel

### Résumé

Des études faites sur le réseau vasculaire des papilles linguales du chien (sur des sections épaisses, en appliquant l'injection capillaire de l'encre de Chine) ont fait constater que des types différents de papilles correspondaient à des types différents de réseau vasculaire.

### Schrifttum

Abel, R. G.: Quantitative Studies of the Rate of removal of urea by living blood capillaries from extravascular solutions on transparent moat chambers introduced into the rabbit's ear. *Anat. Rec. (Am.)* **69**, (1937). — Becker (nach Kunze): Zungenpapillen. *Naturw. Z.* **43** (1908). — Benninghoff, A.: Blutgefäße und Herz. In: v. Möllendorffs Handbuch der mikrosk. Anatomie. Bd. 6, 1930. — Ders.: Eingeweide. Lehrbuch der Anatomie. Bd. 2, 1948. — Brown, M.: The occurrence of arterio-venous anastomoses in the tongue of the dog. *Anat. Rec. (Am.)* **69** (1937). — Clara, M.: Die arterio-venösen Anastomosen der Vögel und Säugetiere. *Erg. Anat.* **27** (1927). — Ders.: Die arterio-venösen Anastomosen. J. A. Barth, Leipzig 1939. — Ders.: Entwicklungsgeschichte des Menschen. Quelle & Meyer, Heidelberg 1949. — Clark, E. R.: Arterio-venous anastomoses. *Physiol. Rev.* **18** (1938). — Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 1943. — Gmelin: Zur Morphologie der Papillae vallatae und foliatae. *Arch. mikrosk. Anat. (Berl.)* **40/I** (1892). — Göppert, E.: Die Entwicklung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge. Handb. d. vergl. exper. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. In: O. Hertwig, Jena 1906. — Graberg, J.: Beitrag zur Genese des Geschmacksorgans des Menschen. *Morph. Arb.* **8**, 117—134 (1898). — Großer, O.: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiropteren. *Arb. anat. Inst.* **17**, 203 (1901). — Ders.: Über arterio-venöse Anastomosen an den Extremitätenenden beim Menschen und den krallentragenden Säugetieren. *Arch. mikrosk. Anat. (Berl.)* **60** (1902). — Haller (nach Kunze): Sinnesorgane der Zunge. *Arch. mikrosk. Anat. (Berl.)* **74** (1910). — Hellmann, T. J.: Die Genese der Zungenpapillen beim Menschen. Upsala. Lock for Forh XI 26, 1920/21, Genf. — Hou-Jensen, M.: Papillae foliatae des Menschen. *Z. Anat. u. Entw.-gesch.* **12**, 348 (1934). — Hoyer, H. (nach Clara): Über unmittelbare Einmündung kleinster Arterien in Gefäßäste venösen Charakters. *Arch. mikrosk. Anat. (Berl.)* **13** (1877). — Immisch, K. B.: Untersuchungen über die mechanisch wirkenden Papillen der Mundhöhle der Haussäugetiere. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1908. — Kunze, G.: Die Zungenpapillen der Primaten. Gegenbaurs morph. Jb. **49** (1915). — Lechner, W.: Studien über die Zungenatmung der Hunde. Inaug.-Diss.



Wien 1929. — Märk, W.: Über arterio-venöse Anastomosen. *Z. mikrosk. anat. Forsch.* **50** (1941). — Ders.: Arterio-venöse Anastomosen in Lippen und Nasen der Säugetiere. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **52** (1942). — Münch, F.: Die Topographie der Papillen der Zunge des Menschen und der Säugetiere. *Morph. Arb.* **6**, 605—690 (1896). — Neuffer, E.: Der Bau der Papilla finiformis der menschlichen Zunge. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **75** (1925). — Oppel, A.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Teil II: Schlund und Darm. 1900. — Ders.: Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße. Vortrag und Aufsatz über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig 1910. — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie. IV. u. V. Abschnitt, München 1931. — Scheunert-Trautmann-Krzywazek: Vergleichende Physiologie der Haustiere. 1944. — v. Schumacher, S.: Arterio-venöse Anastomosen in den Zehen der Vögel. *Arch. mikrosk. Anat. (Berl.)* **87** (1916). — Ders.: In: v. Möllendorffs Handbuch d. mikroskopischen Anatomie. Bd. V/1: Zunge. 1930. — Spanner, R.: Die arterio-venösen Anastomosen im Darm. *Verh. anat. Ges. Amsterdam* **1930**. — Ders.: Die Entwicklung der Darmzotten der Maus durch Knospung und Spaltung untersucht am Gefäßbaum. *Morph. Jb.* **67** (1931). — Ders.: Neue Befunde über die Blutwege der Darmwand und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **69** H. 3/4 (1932). — Toldt-Hochstetter: *Anat. Atlas* 1948. — Vastarini-Cresi (nach Clara): Le anastomosi arteria-venosi nell'uomo e nei mammiferi. *Studio anatomo-istologica Napoli* 1903. — Watzka, M.: Über Gefäßsperrern, arterio-venöse Anastomosen und den Erythrozytenabbau im Rinderlymphknoten. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **39** (1936).

*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz.  
Direktor: Prof. Dr. med. Dr. phil. nat. A. Dabelow*

## Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

### II. Die Muskulatur und ihre bindegewebigen Insertionen (Fascia linguae und Septum)

Von

Roswitha Dabelow

Mit 23 Abbildungen im Text

Die vorliegende Arbeit geht auf eine Anregung von Professor A. D a b e l o w zurück. Folgende Erwägungen liegen ihrer Inangriffnahme zugrunde:

Im Rahmen einer größeren Gesamtplanung mit der Aufgabe, die Zunge als funktionelles System im Sinne Benninghoffs zu erfassen, erwiesen sich über die bisher bekannten, deskriptiven Einzelheiten hinaus noch Sonderuntersuchungen als notwendig. Die bisher allgemein bekannten morphologischen Tatsachen genügten vielfach nicht, weil sie oft auf eine plastische Vorstellung verzichten und sich mehr mit dem zweidimensionalen Bilde der Fläche von Schnitten begnügen. Das gilt neben den vielen, funktionell, gestaltlich und strukturell so verschiedenartigen Anteilen auch für die Muskulatur und für das der Muskulatur zugeordnete Bindegewebsgerüst der Zunge, das ja hier zu einem großen Teil von den Sehnen ausgeht oder sich an sie anschließt. Es wurde mir die Aufgabe gestellt, als einen Teil aus dem Gesamtbilde der Zunge, dem auch die hierauf folgenden Arbeiten dieses Bandes gewidmet sind, die Muskulatur und das Bindegewebe im Sinne der eben erwähnten Gesichtspunkte zu untersuchen.

Es sind inzwischen zahlreiche Organe morphologisch analysiert und wieder synthetisiert worden, mit dem Ziele, auf diese Weise zu einer Vorstellung ihres funktionellen Baues zu kommen. Beson-

dere Anregung haben solche Bemühungen erhalten durch die Studien von Benninghoff über den Bau der Herzmuskulatur, der Gefäßwandung, des Knochens und des Knorpels und zahlreicher anderer Organe und Komplexe, in denen der inzwischen allgemein bekannte Begriff des funktionellen Systems (Benninghoff) geprägt wurde. Es sei erinnert an die bald folgende funktionelle Klärung des Baues der Uteruswandung und des Darmes durch Goerttler, der Nierenkapsel durch Niessing, der prä- und postkapillaren Strombahnen durch Spanner. Als weitere möchte ich die Arbeiten über Ösophagus, Mamille u. a. von Nagel erwähnen, von Schreiber über die Wandung der Vagina, von Hofmann über die Milzkapsel, von Petry über das Ovar, von Feneis Untersuchungen über die Muskulatur und das zugeordnete Bindegewebe usw. Sofern es sich bei dem Stoff der genannten Themen um muskulöse Organe handelt, sind es meist Hohlorgane gewesen, die von den Autoren gewählt wurden. Bei der Zunge handelt es sich um ein in vieler Hinsicht erheblich abweichendes Gebilde.

Die Zunge ist eines der wenigen massiven Organe des Verdauungsapparates, zu dem nur noch der weiche Gaumen, die Uvula und die Stimmbänder mit dem *M. vocalis* (letztere wurden durch Goerttler funktionell histologisch bearbeitet) in der einen oder anderen Hinsicht in Parallele zu setzen wären. Von allen unterscheidet sie sich durch ihre Kompaktheit und durch ihre in allen Dimensionen mögliche erhebliche Deformierbarkeit. Trotz dieser dauernden Formänderungen und trotz ihres massiven Baues bietet sie dennoch genug Raum zur Einlagerung besonders reicher Mengen von Drüsen, Gefäßen, Nerven, Sinnesorganen und lymphatischen Komplexen. Und obwohl alle diese Organe in der dauernd bewegten Muskelmasse eng in ihre Umgebung eingedrängt und eingezwängt liegen, muß dieser ihnen zur Verfügung gestellte Raum dennoch so in das Ganze eingefügt sein, daß sie funktionell ungestört bleiben und sich nicht gegenseitig behindern. Ein Gewebsteil benachteiligt offenbar nicht den anderen, trotz der räumlichen Enge und der dauernden inneren Verschiebungen. So ergeben sich neben Fragen nach der Klärung des funktionellen Baues auch solche nach den Gewebekorrelationen. A. Dabelow hat in früheren Untersuchungen auf die allgemeine Problematik der Gewebekorrelationen hingewiesen und Wassermann hat diese Fragestellungen — vor allem auch im Anschluß an einen



Vortrag von D a b e l o w — etwa zur gleichen Zeit formuliert. Sie spielen außer an den damals untersuchten Organen<sup>1</sup> gerade auch hier in der Zunge eine große Rolle. Solche Gesichtspunkte der Gewebekorrelationen müssen allerdings bezüglich der Zunge größtenteils noch unseren späteren geplanten, vor allem entwicklungsgeschichtlich fundierten Untersuchungen überlassen bleiben, und wir wollen uns hier auf die funktionelle Anordnung der Muskulatur und ihres Insertionsbindegewebes beschränken.

Beginnen wir mit allgemeinen Betrachtungen über die Unterschiede zwischen der Anordnung der Muskulatur in der Zunge einerseits und in sonstigen Organen und im Bewegungsapparat (Extremitäten usw.) andererseits. Wie schon gesagt, sind außerhalb der Mundhöhle und ihrer Nachbarschaft meist Hohlorgane studiert worden. Im Anschluß an die Benninghoffschen Untersuchungen der Arterienwand und die Goerttlerschen über Uterus und Darm handelt es sich auch an den übrigen, soweit man ihren Bau bisher strukturell zu klären versucht hat, meist um ein sinnvolles Gefüge spiraliger oder besser schraubenförmiger Strukturen, sowohl im passiven bindegewebigen als auch im aktiven muskulären Anteil. Das sind Anordnungen, die — wenigstens in dieser Form — in der Zunge als einem massiven Organ nicht ohne weiteres zur Anwendung kommen können. Auch die bei den Hohlorganen gefundene Lösung, durch eingefügte „Verschiebeschichten“ locker gebauten Bindegewebes eine Abscherung bei gegenseitiger Verschiebung äußerer Teile gegen innere zu vermeiden und die Verschiebung dennoch zu ermöglichen, kann bei der Zunge nicht vorliegen, denn sie muß als Ganzes in jeder Stellung „massiv“ bleiben, und die Schichten dürfen sich, wenn sie im Sinne ihrer motorischen Aufgaben funktionieren sollen, nur wenig oder gar nicht gegeneinander verschieben. Und dennoch werden wir sehen, daß wenigstens Anklänge an jene Bauprinzipien (Kreuzung der Einzellemente und Einfügung von Verschiebeschichten) in abgewandelter Form auch hier eine Rolle spielen.

Vergleichen wir ferner die Gruppierung von aktivem und pas-

---

<sup>1</sup> Wassermann: Milchdrüse der Maus; Dabelow: Milchdrüse der Maus, der Ratte, des Meerschweinchens und vor allem Untersuchungen über die postnatale Entwicklung und Rückbildung der menschlichen Mamma, Gefäßsystem und Gewebe der lymphatischen Organe in ihrem gegenseitigen Verhalten.

sivem Bewegungsapparat der Zunge mit denen des Körpers (etwa der Extremitäten), so zeigt sich auch diesem letzteren gegenüber ihre Sonderstellung: Ihre Eigenmuskulatur (Binnenmuskulatur) bewegt nicht, von außen kommend, ein festes undeformierbares inneres Skelett, sondern von innen kommend eine äußere formbare Hülle. Dieses Ganze kann dann zweitens durch von außen kommende Muskeln als „Gesamtzunge“ im Verhältnis zur Umgebung bewegt werden, und schließlich gehen diese von außen kommenden Muskeln wiederum in das Innere der Zunge über und ordnen sich wie Teile der Binnenmuskulatur in das innere Gefüge ein, so wiederum die Zunge nicht nur als Ganzes bewegend, sondern, wie die eigentliche Binnenmuskulatur, die Form der Zunge in sich verändernd, indem sie auf deren deformierbare Außenhaut einwirken.

Während bei der Muskulatur des Skelettsystems der einzelne Muskel im allgemeinen breit entspringt und schmal inseriert (vor allem an den proximalen Extremitätenabschnitten), ist die Binnenmuskulatur der Zunge an ihrem zentralen Ursprung schmal und divergiert am Ansatz. Diesem Verhalten entsprechen schmale Ursprungs- und weite, flächenförmige Ansatzgebiete. Der gleichen Eigentümlichkeit folgt auch die Faser als Einzelelement des Muskels: Im allgemeinen geht aus einer breiteren Muskelfaser ein schmaleres Fibrillenbündel als Sehne hervor. An der Zunge muß dieses Verhalten offenbar anders sein, wenn das große Ansatzgebiet hinreichend von Einzelansätzen der Sehnen erfüllt sein soll. Würden die zahlreichen schmalen Sehnen über die große Fläche hin verstreut schmal, punktförmig inserieren, so müßten bei der Kontraktion der Muskelfasern an der Zungenoberfläche punktförmige Einziehungen entstehen. Petersen äußert die Ansicht, daß solche Grübchenbildungen durch elastische Sehnenenden vermieden würden. Die elastische Sehne — falls sie überhaupt vorhanden ist — würde aber diese Grübchenbildung nicht verhindern können, sondern nur eine ganz kurze Zeit hinausschieben: Sobald die Spannung der elastischen Sehne hinreicht, würde sie ihren Ansatzpunkt doch grübchenartig einziehen müssen. Die Ansatzfläche außen an der Zunge (*Fascia linguae*) verhält sich während ihrer Umformungen wie eine elastische Haut, obwohl sie kaum elastische Fasern enthält: Sie dehnt sich in die Länge und in die Quere und sie schlägt bei Stauchung und Verkürzung keine Falten. Sie verhält sich, als wäre sie „aus einem Guß“ sowohl mit der

darunterliegenden Muskulatur als mit dem darüberliegenden Epithel.

Außer der epithelialen Außenschicht und der bindegewebigen Hülle der Fascia linguae besitzt die Zunge darunter noch eine äußere muskuläre Hülle, den *M. longitudinalis superficialis* und *profundus*. Deren Muskelfasern laufen in der Längsrichtung. Sie krümmen aber bei ihrer Kontraktion die Zunge nicht, sie bewirken auch keine Faltenbildung, sondern sie verkürzen die Zunge überall gleichmäßig ohne erkennbare Raffung oder Faltung der zwischen dem (vermeintlichen) Ansatz und Ursprung liegenden Oberflächen-teile. Bei Abplattung der Zunge unter gleichzeitiger Verbreiterung müßte die Muskelhülle des *Longitudinalis* auseinandergezerrt werden. Wo entspringt und wo inseriert der *Longitudinalis*, wenn er zu solchen Leistungen befähigt ist?

Die Zungenmuskulatur ist auf ein medianes Septum hin spiegelbildlich-symmetrisch angeordnet und an diesem Septum befestigt. Es entsteht die Frage, wie sich diese Scheidewand bei Verlängerung und Verkürzung der Zunge verhält, wodurch sie dehnbar ist, sowohl in der Richtung von der Zungenunterfläche zum Zungenrücken als von der Spitze zum Zungengrund.

Das sind die funktionellen Fragen, die nach einem Studium der plastischen Anordnung der Muskulatur und des Bindegewebes vielleicht geklärt werden können. Es wäre damit fernerhin die Grundlage geschaffen, den Einbau der in die Zunge eingelagerten Organe (Drüsen usw.) funktionell verstehen zu können.

### Material und Methodik

Zur Feststellung des Faserverlaufes eignen sich, wie bekannt, die üblichen dünnen Schnitte nicht, da sie zu wenig über die Fläche hinaus in die Tiefe blicken lassen. Es wurden daher dicke Schnitte (150—250  $\mu$ ) benutzt, die zum großen Teil am Gefriermikrotom gewonnen und dann unter dem Binokular (Zeiß-Opton) betrachtet wurden. Zur Färbung wurde hauptsächlich die Azanfärbung verwendet, daneben *Elastica*-färbungen. Besonders aufschlußreich erwies sich die Betrachtung ungefärbter dicker Schnitte unter dem Polarisationsmikroskop. Das gegenseitige Verhalten von Muskelfaserenden zu den dazugehörigen Sehnenfibrillen und deren Übergang in das Netzwerk der Fascia linguae ließ sich unter dem Polarisationsmikroskop besonders schön erkennen, wenn man mit Azan gefärbte dicke Schnitte gebrauchte. Es leuchten dann die Fibrillenmassen intensiv blau auf gegen die rotleuchtenden Muskelenden. — Die Zungen wurden horizontal, transversal und sagittal geschnitten. Als Material wurden vor allem menschliche Zungen benutzt. Besonders klar zeigt sich das System des Aufbaues der Muskulatur und



die Struktur des Bindegewebes an Präparaten von Foeten und Neugeborenen. Bei ihnen laufen die einzelnen Muskelfasern und Bündel deutlicher gesondert und mehr geradlinig, das Übersichtsbild scheint wie vereinfacht gegenüber den späteren. Es wird auch dadurch prägnanter, daß die später ziemlich reichlichen verstreuten Fetteinlagerungen noch fast ganz fehlen. Vergleichsweise wurden auch Zungen vom Hund, Katze und Meerschweinchen betrachtet. Vor allem die Zunge des Hundes zeigte alle Anordnungsprinzipien der Einzelelemente in einer geradezu schematisch erscheinenden Sauberkeit. Sie läßt sich aber keineswegs in jeder Hinsicht in ihren Einzelteilen der menschlichen gleichsetzen — Semperpräparate der gesamten Zunge und Abfaserungen von solchen ergänzten die Schnitte.

### Die Fascia linguae als Insertion und Erfolgsorgan der Binnenmuskulatur der Zunge

Es sei mit einer Analyse des Insertionsgebietes der Binnenmuskulatur begonnen und von da aus soll der Weg stufenweise in die Tiefe hinein fortgeführt werden. Hier in einer der Schichten der Oberfläche — oder in allen dreien — muß das Anheftungsgebiet der Zungenmuskeln liegen: Epithel, subepitheliales Bindegewebe und Fascia linguae sind die durch die Muskulatur bewegten und umzuformenden passiven Bestandteile. Eine gewisse Ähnlichkeit hat dieses Verhalten von innerer Muskulatur zu äußerer bewegter Hülle in der Gestaltung des Hautmuskelschlauches mancher Würmer (z. B. Hirudineen).

### Das Verhalten der Muskulatur zur Fascia linguae

Die aus der Tiefe kommenden und zur Faszie aufsteigenden Muskeln (M. transversus, verticalis und ihnen angeschlossene Teile der von außerhalb der Zunge kommenden Muskeln) stoßen keineswegs überall in annähernd rechtem Winkel auf die Oberfläche vor. Die Neigung zur Oberfläche hin ist vielmehr außerordentlich wechselnd und nur sehr selten einem rechten Winkel genähert. Aber nicht nur die Winkel sind sehr verschieden, sondern auch das Anordnungsprinzip der auftreffenden Fasern zueinander in den einzelnen Abschnitten der Oberfläche (Abb. 1, 2, 3).

Ein Querschnitt etwa durch die Mitte des Dorsum linguae zeigt drei Haupttypen: Oben nahe dem Septum stoßen die aufsteigenden Muskelfasern zunächst zwar annähernd senkrecht gegen die Oberfläche vor. Sie biegen dann aber gegen das Septum hin allmählich um, überschreiten die Gegend des „Septum“ — das hier eigentlich gar nicht vorhanden ist —, gehen über die Mittellinie

hinweg auf die andere Zungenhälfte und ziehen erst dort, mit den von der Gegenseite kommenden sich überkreuzend, an die Oberfläche (Abb. 1). Auf diese Weise entsteht ein eigenartiges Spitzbogengitter unter der Mittellinie, das sehr auffallend und charakteristisch ist, ganz besonders bei Feten und Neugeborenen.

Weiter seitlich von der Mittellinie (also etwa im mittleren Drittel) laufen die Fasern und Faserbündel annähernd parallel und senkrecht zur Oberfläche (Abb. 2).

An den Seitenkanten der Zunge bilden die Bündel und Fasern ein Scherengitter, indem schräg von der seitlichen Oberfläche zur seitlichen Unterfläche verlaufende Fasern sich mit den Transversusfasern schräg kreuzen unter Bildung rhombischer Maschen (Abb. 3).

An der Unterfläche der Zunge sind die von der Oberfläche einheitlich kommenden Bündelchen bis weit ins Innere hinein in ihre Enzelelemente aufgefasert wie breite lockere Pinsel, zwischen deren Lücken die Fasern anderer Richtungen hindurchziehen. Auf diese Weise können die oben an einer kleineren Fläche entspringenden einheitlichen Muskelbündel sich unten an einer größeren Fläche ohne Vermehrung ihrer Zahl gleichmäßig verstreut und vervielfacht in kleineren Teileinheiten anheften.

### Die Art der Muskelinsertion in und um die *Fascia linguae*

Für die erstaunliche Umformbarkeit der Zungenoberfläche ist offenbar die Form der Insertion der einzelnen Bündelchen, der einzelnen Fasern und ihrer gegenseitigen Zuordnung von Wichtigkeit. Die eben geschilderten Verschiedenheiten des Bündelverlaufes dicht unter der Faszie, das Spitzbogengitter um die Medianlinie, der parallelaufsteigende Verlauf neben der Mitte und das Scherengitter an der Seite legen die Vermutung nahe, daß den Muskeln an jedem Ort besondere Aufgaben zukommen. Gemeinsam ist allen ihre Einwirkung auf die Faszie oder das darüberliegende subepitheliale Bindegewebe. Dieses Insertionsgebiet sei zunächst betrachtet, und zwar am übersichtlichsten menschlichen Objekt, der Zunge von Feten und Neugeborenen.

Schon vielen Untersuchern ist es aufgefallen, daß die annähernd senkrecht aufsteigenden Muskelfasern bis nahe an das Epithel herangehen. Es stellt sich dabei die Frage, warum an den Ansatz-



Abb. 1. Muskelüberkreuzungen unter dem Suleus medianus und über dem Septum, „Spitzbogengitter“. Zunge, menschl. Embryo,  $4\frac{1}{2}$  Mon. Sch.-St.-Länge 20 cm Querschnitt, hintere Zungenhälfte,  $150\ \mu$ . Polarisationsmikroskop



Abb. 2. Annähernd senkrechte Insertion der Muskelbündel seitlich der Mittellinie, etwa im mittleren Drittel. Zunge, menschl. Embryo,  $4\frac{1}{2}$  Mon. Sch.-St.-Länge 20 cm Querschnitt, hintere Zungenhälfte,  $150\ \mu$ . Polarisationsmikroskop

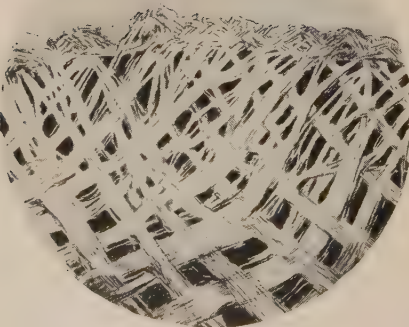


Abb. 3. Scherengitterartige Kreuzungen der Bündel an den Seitenkanten, unter Bildung rhombischer Maschen. Zunge, menschl. Embryo,  $4\frac{1}{2}$  Mon. Sch.-St.-Länge 20 cm Querschnitt, hintere Zungenhälfte  $150\ \mu$ . Polarisationsmikroskop



punkten keine Grübchen entstehen. Am einfachsten ist die Insertion da zu erkennen, wo diese aufsteigenden Fasern möglichst weit auseinanderliegen und wo sie gleichzeitig nahezu im rechten Winkel an die Oberfläche stoßen. Das ist seitlich an der Unterfläche der Fall. Hier ist auch die Fascia linguae erheblich dünner, so daß

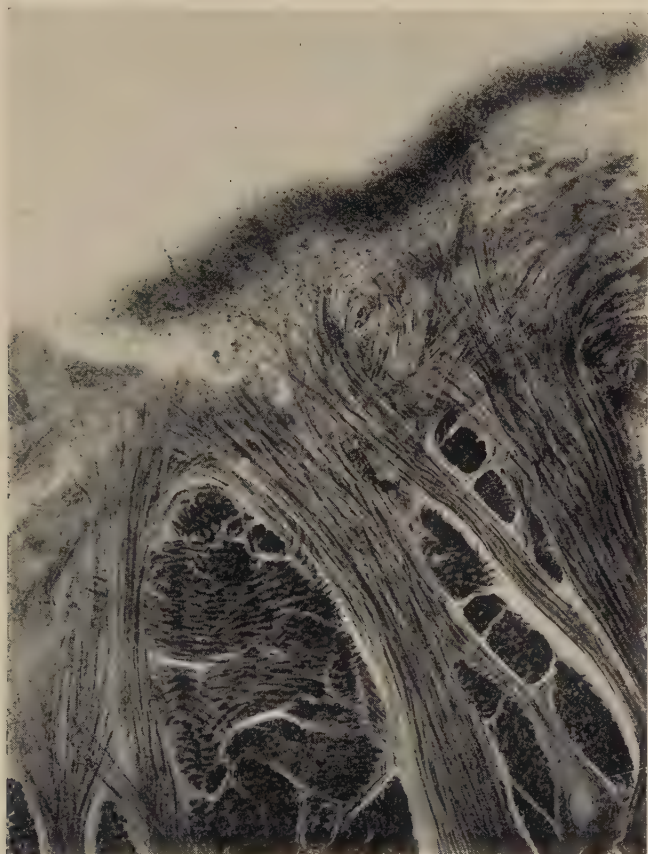


Abb. 4. Pinselartig auseinanderweichende Aufzweigung von Sehnens fibrillenbündeln im Gebiet der Fascia linguae unter dem Epithel. Zunge, menschl. Embryo, Seh.-St.-Länge 40 cm Querschnitt, 150  $\mu$ , Azanfärbung. Panphotaufnahme

recht übersichtliche Verhältnisse entstehen. Recht deutlich ist das Bild auch aus den gleichen Gründen dorsal etwa 1 cm seitlich der Mittellinie.

Die aufsteigenden Muskelfasern gehen in sehr verschiedenem Abstand vom Epithel aus dem muskulären in den sehnigen Abschnitt über. Wenn man dicke Schnitte verwendet, so kann man

die Täuschung vermeiden, schräg abgeschnittene Muskelfasern für kürzere und tiefer inserierende zu halten. Die meisten durchstoßen die Fascia linguae und gehen bis nahe an das Epithel heran. Der Übergang der Muskelfasern (oder der kleinen Muskelbündel) in die Sehne ist nun an der Zunge recht eigenartig und anders, als am Skelettmuskel: Das Bündel der Sehnenfibrillen beginnt schmal, zylindrisch im Anschluß an den eigentlich muskulären

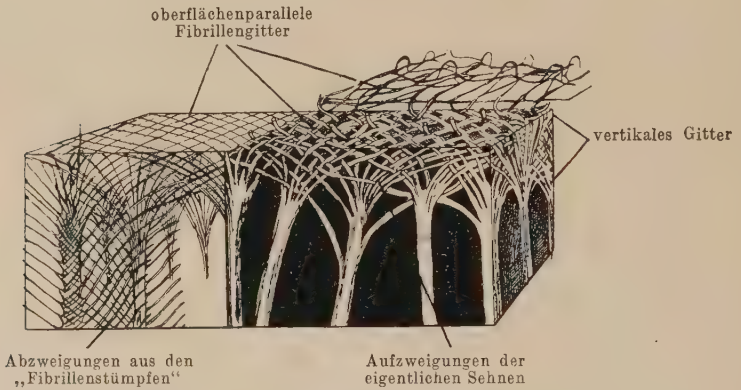


Abb. 5. Schematische Darstellung der Zusammensetzung des Gitters der Fascia linguae beim Neugeborenen. (Es sind nur die senkrecht auftreffenden Binnenmuskeln berücksichtigt.)  
Nach Beobachtungen an dicken Schnitten unter dem Polarisationsmikroskop

Anteil. Dann aber geht sie in ein pinselartig auseinanderweichendes Gebilde über, schließlich über eine immer breiter werdende Fläche sich ausbreitend (Abb. 4) — Das Bild ähnelt einem langen runden Pinsel, den man an seinen Haarspitzen auf einem Papier auseinanderdrückt. Das ähnelt der Befestigung der Milztrabekel an der Milzkapsel, wie sie H. Hofmann in einer von A. Dabelow angeregten Untersuchung beschrieben hat. — Dadurch, daß die Muskelfasern oder Bündelchen ziemlich nahe nebeneinanderliegen, überschneiden sich die Gebiete dieser auseinanderweichenden Faserbündel. Wenn man mit dem Binokular ein solches Gebiet schräg von unten betrachtet plastisch vor sich liegen sieht, so erinnert das Bild an Reihen von spätgotischen Säulenbündeln, die, oben in ihre Einzelsäulchen auseinanderweichend, sich am Dache netzartig durchflechten. So entsteht tatsächlich eine Art Netzgewölbe, das jedoch nicht in einer Ebene ausgebreitet ist, sondern ein dreidimensionales Gitter darstellt, welches bis dicht an das Epithel

herangeht. Das so entstehende Gerüstwerk besteht also aus verschiedenen Elementen (Abb. 5): in der Tiefe aus den Muskelfasern, dann aus der säulchenförmigen Sehne, die nun entweder (in den selteneren Fällen) an die *Fascia linguae* heranzieht und sich in ihr ausbreitet, oder (in den häufigeren Fällen) diese „Fascie“ durchsetzt und in das subepitheliale Bindegewebe übergeht, wo die gleichen konstruktiven Elemente in das argyrophile Gitterfasernetz unter dem Epithel und in den bindegewebigen Papillengrundstock sich fortsetzen und endigen.

Die Verfolgung der aus der Tiefe der Senkrechten genähert aufsteigenden Fasern läßt zunächst die Frage nach der Zusammensetzung der *Fascia linguae* offen, denn wir sahen nur wenige dieser Muskelfasern in die bindegewebige Platte übergehen. Die meisten durchsetzten sie in irgendeiner Form. Beim Fetus und meist noch beim Neugeborenen ist diese so konstruierte bindegewebige Platte von der Muskulatur bis zum Epithel hin noch ziemlich einheitlich, die Sonderung der subepithelialen lockeren „*Propria*“ von der darunterliegenden dichteren Schicht der „*Fascia linguae*“ ist noch nicht so weit vorgeschritten wie beim Erwachsenen, wohl aber erkennbar. Wir haben daher weiterhin die Verhältnisse im ausgebildeten Zustand beim Erwachsenen darzustellen und müssen nunmehr eine weitere, der *Fascia linguae* besonders eng verbundene Muskelgruppe hinzufügen, nämlich die des *M. longitudinalis*.

#### Der *M. longitudinalis* in seinem Verhalten zur *Fascia linguae*, sein Ursprung und Ansatz

Üblicherweise unterscheidet man in der deskriptiven Anatomie einen *M. longitudinalis superficialis* und *profundus*. Ihre Beschreibung in diesem Sinne ist hier entbehrlich, da sie als bekannt vorausgesetzt werden darf. Funktionell betrachtet gewinnt diese Muskulatur aber ein besonderes Ansehen, und manche der älteren Autoren haben hier Zusammenhänge gesehen, die später unbeachtet blieben. Die longitudinalen Muskelfasern gehören keineswegs alle allein zu diesen beiden Fasergruppen des *Superficialis* und *Profundus*, sondern es gesellen sich ihnen wesentliche Anteile der von außen kommenden Muskeln zu. So vor allem vom *M. styloglossus* (Abb. 23) (der gleichzeitig auch am Zungengrund an der Bildung des *Transversalis* teilnimmt) und teilweise solche des *Hyoglossus* (Abb. 22). Sie ziehen von unten seitlich auf die Oberfläche der Zunge und beteiligen sich an der Bildung des dorsalen



Längssystem. Auch die untersten vorderen Fasern des Genioglossus sind an der Bildung des Longitudinalis profundus beteiligt. Alle zusammen stehen offenbar in einem gemeinsamen morphologischen und funktionellen Zusammenhang. Zaglas (1852) erkannte die Gemeinsamkeit aller dieser Gebilde als solche Einheit und bezeichnete sie als das „Rindensystem“.

Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern — einer der gründlichsten Kenner der vergleichenden Anatomie der Säugerzunge im Querschnittsbild — schreibt 1884, daß „die in der Längsachse angebrachten Muskelfasern der Zunge in der Nähe ihrer ganzen Außenseite einen zusammenhängenden Mantel bilden mit wechselnder Stärke an den verschiedenen Zungenregionen. Alle sagittalen Züge vereinigen sich zu dem peripheren Mantel, dessen einzelne Bündel zwischen den Lücken, welche durch den Transversus und Verticalis linguae sowie durch den Genioglossus gebildet werden, eingeschlossen sind.“

Aus den vergleichend-anatomischen Untersuchungen ergibt sich, daß dieser „Muskelmantel“ für die speziellen Aufgaben, die bei den einzelnen Tiergruppen an ihre besondere Zungenform gestellt werden, von ganz besonderer Bedeutung ist. Besonders auffallend ist das bei den Zungen, die ungewöhnlich stark verlängert oder verkürzt werden können, wie bei den Vermilinguae, dem Ameisenbären (*Myrmecophaga*), ferner beim Gürteltier (*Dasypus*), unter den Reptilien beim Chamäleon und bei *Spelerpes* unter den Amphibien. In jedem dieser Fälle ist gerade dieses „Rindensystem“ in seinem Feinbau besonders differenziert. Diese monströsen Bewegungsmöglichkeiten verlocken am ehesten zu einer funktionellen Analyse. Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern als damals gründlichster Kenner dieser Verhältnisse, schreibt dann auch am Schlusse seiner außerordentlich umfangreichen und verschwenderisch bebilderten Arbeit (Oppel nennt sie ein „Monumentalwerk“) von der Aufgabe der funktionellen Deutung, die sich damit stellt. Er meint aber, daß man von der Fülle der Strukturverhältnisse einstweilen noch länger sich nicht daran wagen möchte. Vielleicht bieten die einfacheren Verhältnisse der menschlichen Zunge eine weniger abschreckende Vielheit der Strukturen. Überdies sind die inzwischen — im Gefolge von Benninghoffs Anregungen — unternommenen Strukturanalysen anderer Organe zu einem Schlüssel solcher Versuche geworden.

Es sei daher dazu übergegangen, über den allgemein bekannten Längsverlauf hinaus eine genauere Betrachtung der Anordnung in der Fläche und eine Aufgliederung in die Einzelelemente vor-

zunehmen. Man wird dabei geneigt, die alte Vorstellung vom „Muskelmantel“ der Zunge zu übernehmen. Zungen von Feten und Neugeborenen sind besonders geeignet, an dicken Schnitten die Fasern der einzelnen Teilsysteme auf lange Strecken hin zu verfolgen. Dabei stellt sich heraus, daß wirklich durchlaufende Fasern offenbar fast ausschließlich aus den von außen herankommenden Muskeln (Styloglossus, Hyoglossus, Palatoglossus, Genioglossus) gegeben werden. Die Longitudinalisfasern im

„Muskelmantel“  
Bügel des Longitudinal-Systems

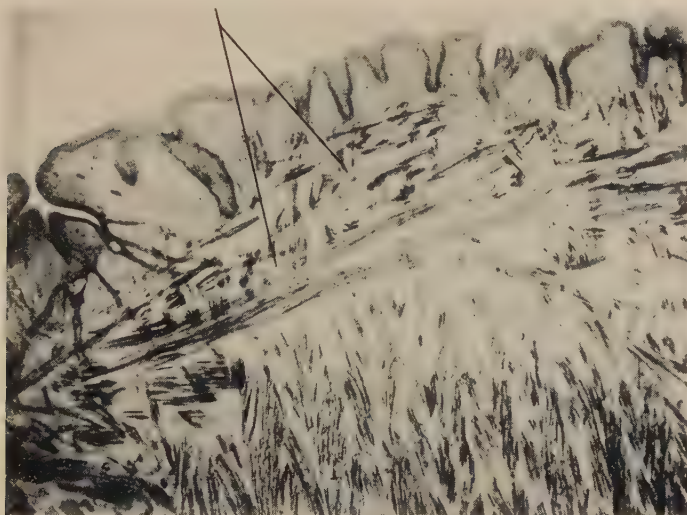


Abb. 6. Kurze, mittellange und längere, sich unter der Oberfläche der Zunge ausspannende Muskelbügel des longitudinalen Systems. Zunge, menschl. Embryo, Horizontalschnitt, 150  $\mu$ , Panphotographie

engeren Sinne dagegen verlaufen in kürzeren oder längeren flachen Bügeln unter der Fascia linguae (Abb. 6). Sie sind dabei so angeordnet, daß nahe der Oberfläche die kürzesten, mehr zur Tiefe hin die zunehmend längeren liegen und die tiefsten schließlich sind die longitudinalen Fasern der von außen kommenden Muskeln (Abb. 7).

Es ergibt sich damit eine Verteilung der verschiedenen Längen, welche an die Verteilung der kurzen, mittellangen und langen Muskulatur an der Wirbelsäule erinnert — allerdings gerade umgekehrt, denn dort liegen die kürzesten in der Tiefe, die längeren mehr und mehr zur Oberfläche hin. Der Sinn ist in beiden Fällen

der gleiche, aber die Verhältnisse zwischen Ansatz und Ursprung sind gegensätzliche: In beiden Fällen wird erreicht, daß durch die verschiedenen kürzeren Muskeln möglichst jeder Teil mit jedem anderen verbunden wird (vgl. Transverso-spinales System) und daß durch die längeren die fernsten Teile in sich und mit der Basis (Becken usw.) verbunden werden. An der Wirbelsäule bezieht sich das System auf das in der Tiefe liegende Skelett, an welches die Muskeln von außen herantreten. An der Zunge ist dafür umgekehrt maßgeblich die Insertion an der Oberfläche für die aus der Tiefe kommende Muskulatur, deren längste Züge sich dementsprechend

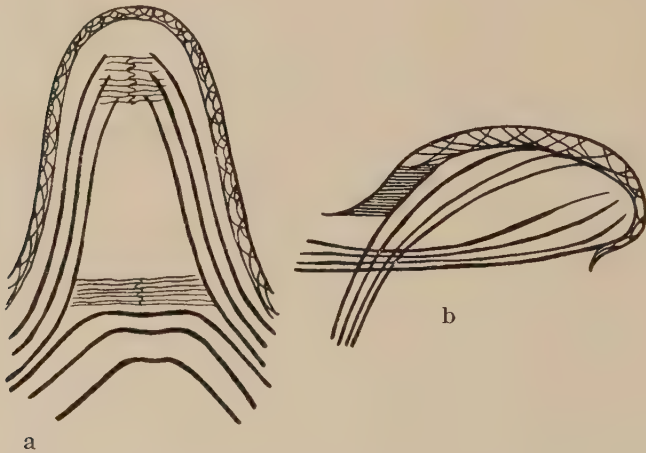


Abb. 7. Schematische Gesamtdarstellung des longitudinalen Systems: a) Horizontalansicht: Außen der „Mantel“ der kurzen, sich unter der Fascie ausspannenden Muskelbögen, innen die langdurchlaufenden Fasern der Außenmuskeln (Hyoglossus, Styloglossus, Palatoglossus). b) Sagittalsicht: Unter der Oberfläche der „Mantel“ der kurzen Muskelbögen, darunter die langen Fasern der von außen kommenden Muskeln

an der Basis (Hyoid, Mandibula) verankern. Verfolgen wir die Längsmuskulatur der Zunge zu ihren Ursprüngen, so kommen wir bei den von außen kommenden (Hyoglossus usw.) natürlich zu den bekannten Skelettelementen. Mit Anfang und Ende der longitudinalen Binnenmuskeln dagegen hat man sich weniger beschäftigt. Die Untersuchung von in verschiedenen Richtungen angelegten dicken Schnitten zeigt folgendes Verhalten: Die Bügel der Longitudinalmuskulatur innerhalb der Zunge kommen und gehen in die gleichen Bindegewebsschichten, nämlich diejenigen der subepithelialen Lage und der Fascia linguae. Dabei können Fasern an der Fascia entspringen und inserieren, oder dort entspringen und



in das subepitheliale Bindegewebe hineingehen oder subepithelial entspringen und in die Fascie hineingehen. Funktionell wird man wohl die festere Bindegewebsplatte als Ursprung bezeichnen müssen. So kann also Ursprung und Ansatz in der gleichen Schicht liegen. Bemühen wir uns, den Verbleib der Longitudinalissehnen genauer zu verfolgen, so kommen wir sehr bald an die Unmöglichkeit einer Sonderung des Einzelelementes: Die Sehnen der Muskelbügel lösen sich in den verschiedensten Formen sehr schnell in die netzförmig gebaute Fascia linguae auf und umgeben die rhombischen Öffnungen jenes Gitters. Dieses „Sehnennetz“ erinnert auf

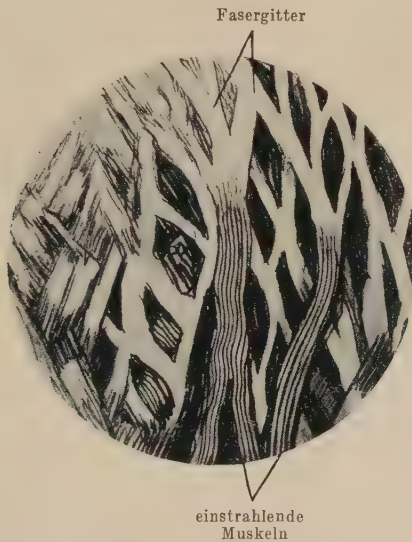


Abb. 8. Muskelinsertion in das Bindegewebsnetz der Fascia linguae. Flächenansicht aus der Tiefe („von unten“). Zunge, Spitze, Azanfärbung. 150  $\mu$ . Gezeichnet nach dem Polarisationsmikroskop

den ersten Blick an ein Reticulum mit echten Verzweigungen und Wiedervereinigungen. Es besteht aber aus kollagenen Bündeln von Fasern, die hier ihren gemeinsamen Weg verlassen, verschiedenartig sich trennend eigene Wege gehen und sich an anderen Stellen mit anderen Netzanteilen wiedervereinigen. In dieses Gitter ziehen in spitzen Winkeln, also ganz flach zur Oberfläche und ihr oft scheinbar parallel, die Muskelfasern hinein (Abb. 8). So entwickelt sich also ein doppeltes Netz: Mehr oberflächlich fast rein sehnig, darunter und mit ihm in kontinuierlichem Zusammenhang das Muskelnetz der Longitudinalisfasern. Es ergibt sich also ein System, welches an das von Benninghoff beschriebene

elastisch-muskulöse der großen Arterien erinnert. Das Wort „kollagen-muskulös“ läßt sich in Analogie dazu nicht bilden, da zwar mit „elastisch“ eine physikalische und damit anatomisch eine funktionelle Eigenschaft bezeichnet ist, mit „kollagen“ aber eine chemische. Eher könnte man es ein muskulös-sehniges Netzsystem nennen. Dieses Netz wird in seinen rhombischen Maschen durchsetzt von dem mehr senkrecht aufsteigenden und meist nahe an das Epithel heranziehenden Verticalis- bzw. Transversalisfasern, von denen schon gesagt wurde, daß sie nur zu einem geringeren

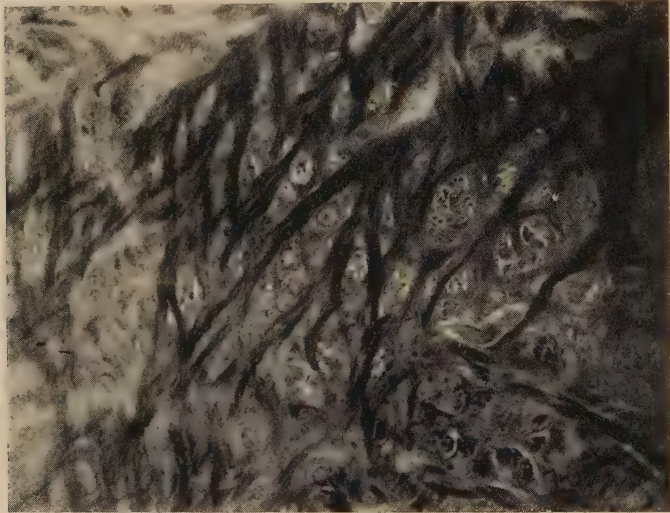


Abb. 9. Kollagenes Fasernetz der Fascia linguæ in Horizontalansicht mit Bildung rhombischer Maschen zum Durchtritt von Muskelfasern, Nerven usw. aus der Tiefe. Zunge, menschlicher Foet, Azanfärbung, 150  $\mu$ . Panphotaufnahme

Teil an dem kollagenen Netz inserieren (Abb. 9). Sie sind dementsprechend auch deutlicher als Individuen zu verfolgen, bis sie schließlich mehr oder weniger dicht unter dem Epithel in das dortige Bindegewebe in der früher geschilderten Form übergehen. Auch von den Longitudinalisfasern geht eine gewisse Menge durch die rhombischen Öffnungen hindurch in das subepitheliale Bindegewebe. So entsteht also ein in seinen Formveränderungen fein abstufbares dreidimensionales muskulös-sehniges Netzwerk (s. Abb. 5), das vor allem im Bereich der kompakteren Platte der „Fascia linguæ“ noch vermehrt wird um Fasern aus dem intermuskulären Bindegewebe, auch aus dessen feinen Strukturanteilen, also dem zwischen den Einzelbündelchen und den Fasern liegenden

Scherengittern (wie sie Feneis an Skelettmuskeln geschildert und funktionell gedeutet hat) und dem „Fibrillenstrumpf“ (Petersen), der die einzelne Faser umhüllt. Es beteiligen sich also an ihrer Bildung sowohl die eigentlichen, in Verlängerung der einzelnen Myofibrillen aus diesen hervorgehenden Sehnenfibrillen, die Sobotta gerade an diesem Objekt beschrieben hat, als auch die diesen Sehnenanteil ergänzende und funktionell wohl ebenfalls bedeutungsvolle umgebende Fibrillenmasse des „Fibrillenstrumpfes“. Ergänzt wird der eigentliche Sehnenpinsel in der Zunge noch durch elastische Elemente (Petersen), die im übrigen in der Fascia linguae — im Gegensatz zu anderen kollagenen Fasergittern, z. B. der Haut — nur sehr wenig festzustellen sind. Die elastischen Begleitfasern der aufsteigenden Muskelfasern gehen vielmehr fast ganz zum subepithelialen Bindegewebe und gegen das Epithel hin aufwärts. Die rhombischen Maschenlöcher lassen übrigens nicht nur die weiter aufsteigenden Muskelfasern durchtreten, sondern auch an den betreffenden Stellen vorkommende Drüsenausführungsgänge und aufsteigende Nerven und Gefäße. So bietet dieses dreidimensionale Netz in seinen erweiterungsfähigen Maschenlöchern eine fast unerschöpfliche Platzreserve für alles das, was noch sonst in die Zunge aufgenommen wird. Ist davon an einer bestimmten Stelle nichts vorhanden, so ist der Rhombus der Masche in der im Augenblick gegebenen Dehnungsrichtung so in die Länge gezogen, daß eine eigentliche Öffnung kaum erkennbar ist. Wechselt die Dehnungsrichtung (z. B. von der in die Breite der Zunge zu der in die Länge), so wechselt die Masche ihre Längsrichtung und verlängert sich in der im rechten Winkel zur ersten abweichenden Richtung. Das ist ja das mittlerweile an so vielen Bindegeweben — eigentlich allen, die daraufhin untersucht worden sind — festgestellte Prinzip der „Nürnberger Schere“. Lagert sich in die Masche irgend etwas ein, so kann je nach der Größe des betreffenden Gebildes die rhombische Lücke genau angemessen passiv erweitert werden. Von der Größe eines kleinen Nerven oder eines schmalen Sehnenbündels bis zu der erheblich mächtigeren einer Tonsilla lingualis schiebt sich alles leicht und ohne allzu große Umbauten in dieses Gitter ein. Es stellt eine entfaltbare Struktur dar.

Wir hätten das Gitter um die Fascia linguae jetzt noch weiter epithelwärts zu verfolgen: Legt man einen großen Flachschnitt möglichst parallel zur Oberfläche, so bekommt man an dessen



Randteilen alle Schichten vom Epithel bis zur Muskulatur stufenförmig nebeneinander zu sehen, da hier der Schnitt ja. flach keilförmig auslaufend, allmählich von der einen Schicht in die andere übergeht (Abb. 10). Wir sehen also am meisten oberflächlich die in Diagonalreihen angeordneten Papillen, zunächst in der Auf-



Abb. 10. Stufenförmiges Nebeneinander der Gitterstrukturen vom Epithel bis zur Muskulatur an möglichst oberflächenparallelem Flachschnitt. Zunge v. Neugeb. etwa in der Mitte, Azanfärbung, 150  $\mu$ . Horizontalschnitt. Zeichnung nach dem Polarisationsmikroskop

sicht, dann höher und tiefer quer durchschnitten. Die Papillenreihen entsprechen in ihrer Hauptreihe und den diagonalen Nebenreihen (sie stehen „auf Vordermann“ und „auf Lücke“) den Kreuzungsrichtungen des Fibrillengitters. Im polarisierten Licht zeigt sich auch im Epithel selbst in der Aufsicht ein gleichgerichtetes feines Gitter. Es folgt nun das zarte subepitheliale Bindegewebe.

Hier ist mit der Azanfärbung keine deutliche Struktur zu erkennen, auch im polarisierten Licht erscheint ein Gitter nur undeutlich. Bei der Versilberung aber offenbart sich auch die Basalmembran des Epithels und diese zarte Gewebsschicht selbst als entsprechendes Netzwerk argyrophiler Fasern.

Es folgt in der nächsten Stufenschicht die beschriebene *Fascia linguae*.

Wiederum eine Schicht tiefer liegt ein oft sehr deutliches, manchmal minder deutliches Muskelgitter, welches aus den Longitudinalis-Bügeln besteht, und erst dann hört das Kreuzungssystem entsprechend den nun mehr überwiegenden Transversus- und Vertikalisanteilen auf.

Wir sehen also jetzt deutlicher das weiter eingangs geschilderte Verhalten: Ein je nach der Höhenlage aus verschiedenartigen histologischen Elementen aufgebautes Gitter, dessen konstruktive Bestandteile dennoch durchlaufen: In der Tiefe repräsentiert durch Muskelfasern und -fibrillen, dann durch Sehnenfibrillen, weiter ergänzt durch die oberflächlichen Übergänge zum intermuskulären Bindegewebe aller Größenordnungen, weitergeführt durch immer feinere Fibrillen hinein in das subepitheliale Bindegewebe und endlich verankert im argyrophilen Fibrillennetz und an der Basalmembran des Epithels. — Aus der im Anschluß an diese vorliegende Studie folgenden Arbeit von A. D a b e l o w wird sich ergeben, daß sich dieses Gitter in Gestalt von schraubenähnlichen Überkreuzungen (zwei gegenläufigen „Spiralen“) sogar bis in den bindegewebigen Grundstock der verschiedenen Papillen und auch hier bis an deren Epithel heran verfolgen läßt. Es prägt endlich noch hier die gleichartige Anordnung von deren Einzelbestandteilen und zwingt sie in die Richtungen zweier sich kreuzender Spiralen: Die Nerven, die Gefäße und die Anordnung der kleinen Sekundärpapillen.

Das so geschilderte dreidimensionale Netz, das etwa in der Höhe dicht unterhalb der *Fascia linguae* beginnt und in den Papillen und unter dem Epithel endigt, ist am leichtesten erkennbar in der Flächenansicht. Wenn auch schwieriger, so doch schließlich ebenso deutlich ist es aber auch — senkrecht dazu — an Sagittal- und Transversalschnitten zu erkennen, wenn man bei recht intensiver Beleuchtung das Polarisationsmikroskop benutzt. In der zur Zungenoberfläche senkrechten Ebene ist es — sofern es nicht durch ihre eingelagerten Gebilde entfaltet ist, erheblich dichtergefügt.

Es wird sofort deutlich, wenn kleine Drüsen oder dergleichen es von seinen Maschenlöchern aus dehnen (s. die dieser Studie folgende Arbeit von J. Probst über die Gewebsskorrelationen der Zungendrüsen). Aber auch an den dichtgefügteten Stellen macht ein kleines Hilfsmittel die zur Oberfläche senkrechte Kreuzungsstruktur deutlich: die Injektion der Kapillaren, am besten mit struktur deutlich: die Injektion der Kapillaren, am besten mit chinesischer Tusche. An der fetalen, Neugeborenen- und Erwachsenen- zunge findet man subepithelial (vorausgesetzt, daß man Schnitte auch in vertikaler Richtung in flachen Kreuzungen hintereinander verlaufend. Auch das einzelne Gefäß bildet häufig, über eine längere Strecke verfolgt, Zickzacklinien. Das hat seinen Grund darin, daß die eingebauten Gefäße (s. Feneis) entsprechend dem Faserverlauf des Gitters ein Stück weit diesem, dann jenem Fibrillenbündel folgen müssen und so, sich dem Grundmuster fügend, in Knicken und Biegungen verlaufen. Hier und da gelangen sie dann durch eine der rhombischen Öffnungen ziehend, in die nächsthöhere Schicht.

Aus allem Vorstehenden ergibt sich, daß die „Fascia“ linguae eigentlich keine Fascie ist, oder doch nur insoweit, als an ihrer Bildung auch das aus der Tiefe aufsteigende intermuskuläre Bindegewebsgerüst beteiligt ist. Zum größten Teil geht sie aber als Netz aus den sehnigen Enden der einstrahlenden Muskeln hervor, so daß der Name „Aponeurosis linguae“ den Verhältnissen eher entspricht.

Nach der Schilderung der Aponeurosis linguae sei zur Untersuchung der Flächenansicht des „Muskelmantels“ übergegangen. Seine Struktur ist wiederum bei Feten und Neugeborenen am deutlichsten und zwar dicht unter der oberen Fläche. Es ergibt sich dann an solchen Horizontalschnitten, daß unsere Bezeichnung der Longitudinalisanteile als „Bügel“ etwas vereinfacht war: Die Fasern und Faserbündel verzweigen sich nämlich nach der Seite hin. Sie bieten so das Bild eines Netzes, das durch die zahlreichen schrägen Anastomosen entsteht. Als eigentliches Syncytium ist es nicht überall anzusehen, es ist meist nur ein „Pseudosyncytium“: Aus den Faserbündeln zweigen größere oder kleinere Teilbündel ab, auch einzelne selbständig werdende Fasern. Hier und da findet sich aber auch ein wirkliches Syncytium. Neuerdings hat Graf an einem der Zunge hinsichtlich der muskulären Beanspruchung funktionell ähnlichen Gebilde, nämlich der Uvula, durchaus gleich-



artige Bildungen beschrieben. Offenbar liegt hier eine Konvergenzerscheinung vor, die mit der gleichen funktionellen Beanspruchung zusammenhängt: Während nämlich die Skelettmuskeln nur in einer Richtung, vom Ursprung zum Ansatz, beansprucht werden, müssen die Oberflächenmuskeln der Zunge in sehr verschiedene Richtungen gezogen werden, wenn antagonistische Faserverläufe sie durch Kontraktion dazu zwingen. Das ergibt sich ja aus der aktiven Deformierbarkeit der Zungenoberfläche in allen Richtungen von selbst.

Goerttler hat nun früher bei Experimenten, in denen er Stücke aus Skelettmuskeln um  $90^\circ$  gedreht an gleicher Stelle wieder einsetzte, beobachtet, daß in dem gedrehten und nunmehr in der Querrichtung (statt in der ursprünglichen Längsrichtung) beanspruchten Stück sich nach der Einheilung synzytiale Anordnungen bildeten, welche dem Aussehen der Herzmuskulatur ähnelten. Er schloß daraus, daß in beiden Fällen (Herz und gedrehtes Muskelstück) eine nicht stets gleichgerichtete Beanspruchung der Muskulatur zur Bildung der Synzytien führt. Das bestätigte sich ihm später, als er die Muskulatur der Stimmbänder untersuchte (Anatomentagung Bonn 1949). Das gleiche morphologische und funktionelle Verhalten fand Graf in der Uvula, und erwähnt dabei ebenfalls die Übereinstimmung mit Goerttlers Befunden und Schlußfolgerungen. Auch das Synzytium der Irismuskulatur entspricht diesen Befunden (Rohen).

Die Faserbügel und -netze des Longitudinalis sind an den einzelnen Zungenabschnitten von sehr verschiedener Mächtigkeit: An den Seitenrändern ist seine Entfaltung von dicht hinter der Spitze bis zum hinteren Ende der Zunge ziemlich gleichmäßig. Dorsale und seitliche Anteile treffen nahe der Spitze untereinander und mit denen der Unterseite zusammen. Hier, also an der eigentlichen freien Spitze, ist aber das Bild des Longitudinalis abgewandelt: Von einem „Longitudinalis“ ist hier eigentlich nicht mehr zu reden, da die Faserbügel nicht mehr längs verlaufen. Wenn man im Horizontalschnitt die Zungenspitze als Kreisbogen sieht, so laufen die Longitudinalisbügel wie Sehnen (im geometrischen Sinne gemeint), die sich immer wieder gegenseitig überschneiden, am inneren Rande des Kreisbogens entlang und ihre Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Längsmuskel läßt sich nicht mehr angeben. Auffallend ist dabei, daß hier vorn die Muskelfasern und Bündelchen sehr viel lockerer liegen und weniger zahlreich sind als hinten (Abb. 20). Beim jüngeren Foetus ist dieser Unterschied zwischen Spitze und Basis der Zunge noch erheblich größer. Von hinten nach vorn nimmt in diesen jungen

Stadien die Dichte der Muskulatur stetig ab, und die Spitze ist noch fast muskelfrei, allein von lockerem noch an ein Mesenchym erinnerndem Bindegewebe eingenommen. Man hat den Eindruck, als nehme in dieser Hinsicht der Differenzierungsgrad innerhalb der Zunge beim Foetus von hinten nach vorn ab. Vielleicht ist der Spitzenteil der Zunge foetal eine Wachstumszone für die allmähliche Verlängerung. Anders gesehen wiederholt sich hierin ein stammesgeschichtlich bedingtes Verhalten: Bei den Fischen ist der vordere Teil der Zunge noch muskelfrei und erst allmählich dringt, phylogenetisch betrachtet, die Muskulatur vor. Auch bei *Proteus anguineus* ist die äußerste Spitze muskelfrei (Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern). Die seitliche Muskulatur, die in den mittleren Abschnitten auf lange Strecken hin ziemlich gleichartig ist, wird nach hinten — sowohl genau seitlich als auch mehr zur Oberfläche hin — allmählich dicker und dichter, vor allem im Gebiet des Eintrittes des *M. styloglossus* und *palatoglossus*. Die Fasern der beiden letzteren laufen bei ihrem Eintritt in den Zungenkörper noch lange parallel und dicht geordnet nebeneinander her und sind so auffallend, daß hier das Bild des Bügels des *Longitudinalis* im engeren Sinn — dem sie sich beimischen — durch sie überlagert wird. Man kann hier also von wirklichen longitudinalen Fasern sprechen, die sich erst weiter vorn, allmählich an Zahl abnehmend, im eigentlichen *Longitudinalis* verlieren.

An der Unterfläche der Zunge ist der Muskelmantel am freien Teil der Zunge ziemlich dünn. Erst mit zunehmender Annäherung an den *Genioglossuseintritt* entwickeln sich zu beiden Seiten desselben zwei verhältnismäßig mächtige longitudinale Stränge. Die untersten Fasern des *Genioglossusfächers* laufen als lange, durchgehende an der Unterseite der Zunge lateral entlang und durchqueren in schwach gekrümmtem Bogen die Zungenspitze, um am Dorsum in der *Aponeurosis linguae* zu enden (Abb. 21).

Besonders zu erwähnen ist das Verhalten des *Longitudinalis* auf der Dorsalseite nahe der Mittellinie: Unter dem *Sulcus medianus linguae* und über dem „Septum“ sind die Fasern etwas verstärkt zu einem einheitlichen, kompakten unpaarigen Muskel (Abb. 11), den Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern bei *Macropus maior* als *M. longitudinalis proprius* beschreibt und der wohl identisch ist mit dem von Nußbaum und Markowski als *M. impar* benannten.

Oppel erwähnt sein Vorkommen beim Menschen, was wir auch unsererseits bestätigen können. Besonders deutlich begrenzt erscheint er bei älteren Feten und beim Neugeborenen. Von Gegenbauer wurde er bei *Stenops* beschrieben. Über seine Endigung schreibt Oppel, daß er sich nach Nußbaum und Markowski beim Schwein vorn und hinten zuspitzt. Bei den von ihm selbst untersuchten Species, namentlich Beuteltieren, löst sich der Strang an der Spitze der Zunge allmählich in kleine Muskelfaserbündel auf, welche in die Umgebung ausstrahlen.

In der menschlichen Zunge zeigt er ein ähnliches Bild. Auch hier wird er zur Spitze hin schmaler und verjüngt sich gleichfalls in Richtung der *Radix linguae*. Er ist also im wesentlichen im mittleren Drittel zu finden und dementsprechend auf vielen Quer-

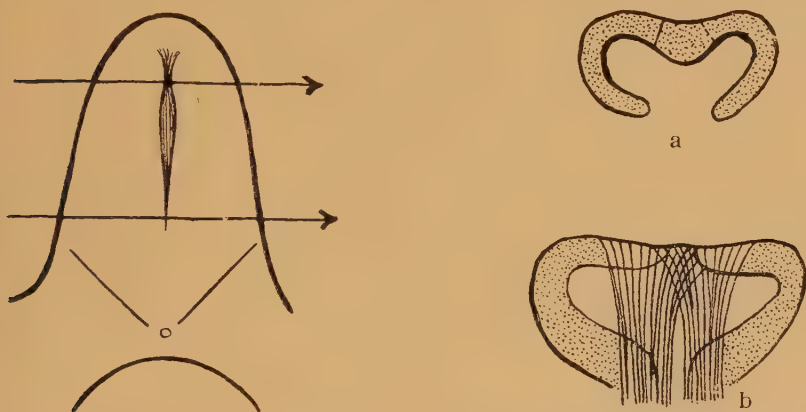


Abb. 11. Schematische Darstellung des *M. impar* (*Longitudinalis superior*). a) Querschnitt im Bereich der Spitze, der *M. impar* nimmt den ganzen mittleren Teil der Zunge unter dem *Suleus medianus* ein. b) Querschnitt im hinteren Teil der Zunge, die Fasern des *M. impar* haben nahezu aufgehört und das Gebiet wird hier von den sich spitzbogenartig überkreuzenden Fasern des *Genioglossus* und des paramedianen, paraseptalen Systems eingenommen

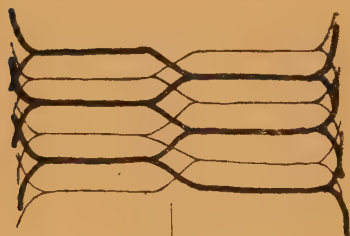
schnitten nicht zu bemerken. Immerhin ist er offenbar ein phylogenetisch ziemlich alter Muskel in der Reihe der Säugetiere und unter ihnen noch recht weit verbreitet.

Das transversale System, sein Verhalten zum „Septum“ und zur *Aponeurosis linguae*

Das Transversalissystem ist das mächtigste des „Marksystems“ der zungeneigenen Muskulatur. Er besteht fast ausschließlich aus Fasern der Binnenmuskulatur, d. h. aus solchen, die keinen Skelettansatzpunkt haben. Im Gebiete der *Radix* liegen aber besondere Verhältnisse vor. Der *Styloglossus*, der hier seitlich eintritt und mit



dem größten Teil seiner Fasern in der Längsrichtung nach vorn verläuft, um an der Bildung des Longitudinalis teilzunehmen, zweigt auch einen erheblichen Fächer nach medial ab, wo seine Fasern quer herüber laufen und in einem nach hinten offenen Bogen in den Styloglossus der anderen Seite übergehen. Auch eigentliche Transversusfasern schlagen in und vor diesem Gebiet einen ähnlichen Verlauf ein. Im Gebiete der Radix und kurz davor laufen also die Transversusfasern nicht rein quer, sondern mehr und mehr in einem nach hinten und oben offenen Bogen, der schließlich mit seinen beiden Enden jederseits an den Processus styloides aufgehängt ist. Er hat so im ganzen die Form einer Schaukel oder Schleuder (s. Abb. 23). Je länger und schmäler die Zunge, desto schmäler und tiefer der Bogenverlauf der hinteren Fasern. Beim Meerschweinchen ist er entsprechend dieser Zungen-



Gebiet des  
„Septum“

Gebiet der Apo-  
neurosis linguae  
(lateraler Zungen-  
rand)

Abb. 12. Schematische Darstellung des M. transversalis. Oberflächenparalleler Schnitt. Es ist nur der Faserverlauf in zwei Horizontalebene dargestellt. Von jedem horizontalen Bündel gehen noch senkrecht zur hier dargestellten Ebene zur jeweils höheren und tieferen Ebene zwei Fasern ab, die hier nicht dargestellt wurden. Jedes Bündel verteilt sich also auf vier gegenüberliegende

form und der Kleinheit des Objektes an Flachschnitten besonders gut als Ganzes zu übersehen. In den mittleren Abschnitten zwischen Radix und Apex verläuft er wirklich quer. Gegen die Spitze hin biegt er allmählich in flache, nach vorn offene Bögen um. Sie dehnen sich dabei nicht ganz bis in die vorderste Zungenspitze aus.

Die so entstehende, von anderen Systemen durchsetzte Platte des Transversalis ist oben rinnenförmig ausgehöhlt und unten ebenfalls. Anders ausgedrückt: Die in der Mitte des Querschnittsbildes dichtgepackten Fasern und Faserbündel (in der Gegend des Septum) divergieren nach den Zungenrändern hin ober- und unterflächenwärts. Bevor sie die Aponeurosis linguae erreichen, teilen sie sich oft und vereinigen sich teilweise wieder. Sie gehören zu den nun annähernd senkrecht epithelwärts aufsteigenden Muskeln, welche in großer Zahl die rhombischen Öffnungen der Apo-

neurosis durchbohren und bis an das Epithel herangehen. Wir erinnern uns daran, daß ihre Sehnenbündel sich dort wie allmählich auseinandergehende Haare eines Pinsels (Abb. 4) ausbreiten und so sich gegenseitig in ihren Ausdehnungsgebieten überlagernd bei der Kontraktion große Gebiete gleichzeitig anziehen, so daß keine einzelnen Grübchen entstehen können. Ihre Wirkung verteilt sich also durch diese gegenseitigen Überlagerungen sogleich auf die Gesamtfläche.

Nachdem so der Gesamtverlauf der Faser und die Gestalt des Transversalis als Ganzes beschrieben wurde, bleibt noch übrig, sein Verhalten im Gebiet des sogenannten Septum linguae zu schildern, zu dem er ja unter den Binnenmuskeln fast allein wesentliche Beziehungen hat (Abb. 12).

### • • • Das Septum linguae

Das Septum linguae erwies sich als wesentlich problematischer als zunächst zu erwarten war. Und zwar nicht nur in funktioneller Hinsicht (Dehnbarkeit sowohl vom Rücken zur Unterflache als von der Spitze zur Radix, Stauchung bei Verkürzung), sondern auch ganz einfach in morphologisch deskriptiver Hinsicht ist seine Form bisher ungenau bestimmt. Ja, in einigen Teilen ist seine Existenz als „Septum“ überhaupt in Frage zu stellen.

Die alten Beschreibungen beschränken diesen Namen offenbar hauptsächlich auf die basalen Teile der Zunge, wo die von unten aufsteigenden Muskeln (Genioglossus) eine Lücke zwischen sich lassen, die nach oben hin allmählich schmaler wird. So schildert Kölliker (1867) das Septum als 270  $\mu$  dick, niedrig am Zungenkörper entspringend, gegen die Zungenspitze hin zunehmend niedriger werdend, wo es sich dann ganz verliert. Frey (1876) stellt fest, daß es sich nicht um Faserknorpel handle und daß das Gebilde, welches als dünner Vertikalstreifen in der Mittellinie durch das Organ läuft, überhaupt nicht zum Knorpelgewebe gehöre, sondern aus innig durchflochtenen Bindegewebsbündeln bestehe. Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern beschreibt das Septum als eine sehnige Scheidewand in der Zunge, die ein Fixationsmittel für die symmetrisch angeordneten beiden Transversales linguae darstellt, welches als vertikal liegende mediane Lamelle sich allen Bewegungen der Zunge akkommodiert. Rüdinger faßt es als sehniges Ende der queren Zungenmuskeln auf. Nach Nußbaum und Markowski ist das Septum linguae aus der bindegewebigen Hülle der Lyssa hervorgegangen und hat sich mit der phylogenetisch fortschreitenden Differenzierung des transversalen Muskelfasersystems der Zunge ausgebildet, da für dieses System ein medianes Stützorgan zur Anheftung unentbehrlich scheint. Eine direkte Weiterentwicklung in Gestalt einer medianen, senkrechten Zungen-

knorpelplatte würde aber dadurch unmöglich sein, daß in diesem Falle die freie Beweglichkeit der Muskelzunge zu sehr gehemmt und beschränkt sein würde. Die Richtigkeit dieser Ansicht sei bewiesen durch die Tatsache, daß bei denjenigen Säugern, bei welchen in der ganzen Länge der Zunge kein Septum vorhanden sei (z. B. beim Tarsius, Gegenbauer) auch keine Spur von regelmäßig verlaufenden transversalen Muskelfasern zu finden sei. Beim erwachsenen Menschen schildern Nußbaum und Markowski das Septum linguae als eine platte, aus derbem, grobfaserigem Bindegewebe bestehende Lamelle, in der die Fasern sich in verschiedenen Richtungen kreuzen. Bei älteren Embryonen und Neugeborenen stelle es aber für gewöhnlich ein kapselähnliches Gebilde dar, dessen äußere Wand aus derbem Bindegewebe zusammengesetzt ist und einen weichen Inhalt umgibt, der aus ganz anderem, nämlich lockerem, feinfaserigen, sehr fettreichen und viele Blutgefäße enthaltenden Gewebe besteht. Die medialen Enden der Muskelfasern des transversalen Systems endigen außerhalb der Kapsel, in dem sie umgebenden lockeren Bindegewebe, und heften sich größtenteils nicht an die Kapselwand selbst an. Seltener treten einzelne Muskelfaserbündel durch die Kapselwand durch in das Innere ein. Hesse (1875) bringt als einziger die nach unseren eigenen Beobachtungen richtigen Angaben, daß das Septum nicht eine gerade Platte sei, sondern als Zickzacklinie auf dem Schnitt erscheine. Und weiterhin beobachtete er, daß „mehr oder weniger zahlreiche Muskelbündel ohne Unterbrechung von einer Zungenhälfte zur anderen gehen“. Auch Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern erwähnt Muskelkreuzungen in der Medianebene.

Von allen den eben zitierten Angaben kommen die Beobachtungen von Hesse und Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern den unsrigen am nächsten. Die übrigen Schilderungen gelten, soweit sie zutreffen, nur für die tiefsten Teile des Septum in dem Gebiete, in welchem die vom Mundboden aufsteigenden Muskeln, die zunächst noch ziemlich weit auseinander liegen, sich allmählich nähern. So entsteht ein keilförmiger Zwischenraum, der mundbodenwärts breiter ist und zungenwärts allmählich schmaler wird, um schließlich die Medianebene der Zunge zu bilden. Ein basaler Teil des Septums läge also mehr oder weniger frei zwischen den noch nicht völlig vereinigten Muskeln von rechts und links, nahe über dem Mundboden. Ein mehr kranialer Teil liegt in wesentlich anderer Umgebung in der Mitte derjenigen, fest miteinander verwebten Muskelmassen, welche wir als Binnenmuskulatur der Zunge zu bezeichnen gewohnt sind.

Der basale Teil stellt auch nach unseren Beobachtungen einen aus Bindegewebe und Fett bestehenden Körper dar, der teilweise reichlich von einem lockeren, knäuelartigen Blutgefäßnetz durchsetzt ist. Diese Gefäße fallen durch ihre reichliche Knäuelung und



Schlängelung auf, die wohl ihrer Dehnbarkeit bei den ausgiebigen Verlängerungen und Verkürzungen dieser Gegend zugute kommt, wie sie sich z. B. allein beim Schluckakt dauernd wiederholen. Auffallend sind an dicken Schnitten in diesem basalen Körper die zahlreichen einzeln verlaufenden Muskelfasern und Bündelchen (Abb. 13). Sie sind schlanker und dünner als diejenigen der sonstigen Zungenmuskulatur. Es stellte sich später heraus, daß sie



Abb. 13. Tiefliegender Horizontalschnitt der Zunge. In der Mitte ist deutlich der lockere etwas verbreiterte Teil des Septum zu erkennen, mit feinen einzeln verlaufenden Muskelfasern und Bündelchen, die sich auch in den paramedianen Septen finden. Zunge, menschlicher Foet. Azanfärbung, 150  $\mu$ , horizontal geschnitten. Panphotaufnahme

zu einem paramedianen, also auch paraseptalen System der Zunge gehören, das schon nahe unter dem Zungenrücken beginnt und bisher nicht beachtet wurde, obwohl es bei Feten und Neugeborenen an dicken Querschnitten sehr auffallend und deutlich ist. Im basalen, dicken, binde- und fettgewebigen Teil des Septums laufen diese einzelnen, doch systemartig angeordneten Muskelfasern in langen Überkreuzungen, gelegentlich auch langschraubig

mit nach oben und unten spitzen Winkeln (Abb. 14). Gelegentlich überkreuzen sich diese Fasern wie lange stehende Ster Figuren. Die gleichen Züge bilden dorsal neben dem Sulcus medianus die früher geschilderten gekreuzten Spitzbogen unter dem Epithel

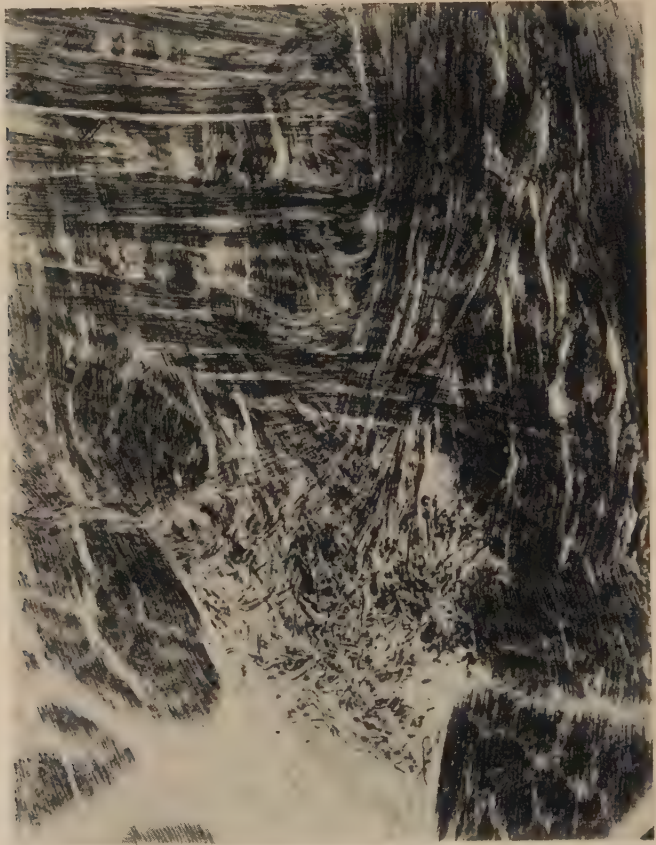


Abb. 14. In der Mitte des unteren Drittels der Abbildung feine Faserkreuzungen des paramedianen, paraseptalen Systems, aus dem tiefen, etwas verbreiterten und lockerer gebauten Teil des „Septum“ kommend. Zunge, menschl. Foet, Sch.-St.-Länge 40 cm, Azanfärbung, Querschnitt, 150  $\mu$ . Panphotaufnahme

(Abb. 1). teils heften sie sich unterhalb davon in der Gegend des „Septum“ seitlich an. Es handelt sich also um ein bisher anscheinend nicht beschriebenes vertikales System, welches die Zunge von dorsal bis weit unter die Basis im Septum und paramedian bis in die Bindegewebsräume kleinerer Ordnungen hinein durchsetzt.

Besonders abweichend von den älteren Beobachtungen sind aber unsere Feststellungen an demjenigen Teil des Septums, der in dem massiven Teil, der eigentlichen Zunge liegt. Es zeigte sich, daß für dieses eigentliche Septum eine für alle seine Teile zu gleicher Zeit gültige Angabe gar nicht möglich ist, da jeder seiner Einzelabschnitte seine Besonderheiten zeigt. Das ganze sogenannte „Septum“ ist also innerhalb der eigentlichen Zunge ein kompliziertes System, das sich in seinen Einzelabschnitten aus sehr verschiedenen Bestandteilen zusammensetzt. Vielfach fehlt eine erkennbare mittlere Scheidewand überhaupt, so daß man, zum mindesten in solchen Teilen, nicht gut von einem Septum sprechen kann. Die zusammensetzenden Komponenten bestehen teils aus Bindegewebe, teils ist es die Muskulatur selbst, teils sind es deren sehnige Anteile. Auch das Gefäßnetz ist mit besonderen Anordnungssystem seiner Verzweigungen beteiligt. Die Beschreibung sei nahe der Zungenoberfläche in der Gegend des Sulcus medianus begonnen:

Unmittelbar unter dem Epithel fehlt zunächst das Septum durchaus: Teils finden sich hier die doppelten Spitzbogenkreuzungen des von uns neu beschriebenen paraseptalen, vertikalen Muskelsystems, vor allem im Gebiet hinter dem freien Zungenteil, dort wo gleichzeitig neben diesem paraseptalen System die Genioglossusfasern bis zur Zungenoberfläche aufsteigen (Abb. 15). Die Spitzbogenkreuzungen fehlen dagegen im freien Teil der Zunge, wo das bisher von ihnen eingenommene Gebiet größtenteils vom vorerwähnten *M. impar*, also einem gesonderten Teil des *Longitudinalis superior* beansprucht wird (Abb. 11).

Unter diesen oberflächlichen Muskelschichten kann man ebenso wenig von einem Septum sprechen, denn unter ihnen laufen die obersten Transversalisfasern ohne Unterbrechung rein muskulär ausgebildet horizontal quer hinüber. Wir gehen eine Stufe weiter in die Tiefe und kommen in ein Gebiet besonders auffallender Verhältnisse: Hier breitet sich nämlich ein recht eigenartiges Verzweigungs- und Kreuzungssystem der betreffenden Transversalis-schichten aus: Dicke Flachschnitte zeigen dieses Verhalten sehr deutlich, besonders, wenn man mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes die senkrecht dazu aufsteigenden, also quergeschnittenen Fasern optisch auslöscht (Abb. 16). Die Medianlinie zeigt hier ebenso wenig ein „Septum“ des gewöhnlichen Sprachgebrauches, es bietet sich vielmehr folgendes Bild:



Je ein von rechts kommendes dünnes Muskelfaserbündel teilt sich spitzwinklig gegabelt auf. Seine Teilprodukte, die Schenkel des V-förmigen Winkels, setzen sich nun fort auf zwei jenseits der Medianlinie liegende gleichsinnig verlaufende Muskelbündel (Abb. 17). Das gleiche wiederholt sich, wenn auch weniger deutlich und regelmäßig, in vertikaler Richtung (vom Zungenrücken zur Zungenbasis). Somit verteilt sich also je ein von rechts kommendes Muskelbündel jenseits der Medianebene auf vier gegenüberliegende (Abb. 12), welche ihre ursprüngliche Verlaufsrichtung fortsetzen. Es setzt sich also jedes Muskelbündel aus vier Teilen der gegenüberliegenden Seite zusammen (Abb. 18). In den oberflächlichen Schichten dieses Verhaltens lassen sich die Myofibrillen kontinuierlich von der einen zur anderen Seite über das „Septum“ hinweg durchverfolgen. In den nächst tieferen Schichten gehen die Myofibrillen in der Mittelebene in Sehnenfibrillen über und diese wiederum in Myofibrillen der anderen Seite. Das „Septum“ besteht hier also sozusagen aus einer Zwischensehne, deren Fibrillen in Zusammenhang mit den beiderseitigen Myofibrillen stehen. Diese Gegend ist demnach ebensowenig eigentlich als „Septum“ zu bezeichnen. Wiederum eine Schicht tiefer bleibt dieses Verhalten zwar im ganzen bestehen, aber die Sehnenfibrillen sind in der Mitte durch eigentümliche deutliche Nahtlinien unterbrochen (Abb. 19). Schließlich ändert sich die Situation in der letzten, tiefsten Schicht des Transversussystems abermals: Die Muskelbündel laufen wieder muskulär in der oben geschilderten vierfachen Aufteilung zur anderen Seite, einige allerletzte ziehen gelegentlich ohne diese vierfache Aufteilung einfach quer hinüber (Abb. 19b). Alle diese Abschnitte gemeinsam lassen also kein „Septum“ im Sinne einer wirklichen bindegewebigen Scheidewand erkennen.

Im groben fiel dieses Verhalten bereits Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern insofern auf, als er bei der Schilderung seiner Querschnittsbilder von einem *M. cruciatus superior* und *inferior* spricht und Hesse (1875) insofern, als er von einer Zickzackform des Septums schreibt. Letzterer beobachtete ferner, daß „mehr oder weniger zahlreiche Muskelbündel ohne Unterbrechung von einer Zungenhälfte zur anderen gehen“.

Betrachten wir jetzt noch einmal abschließend die plastische Gesamtform des Ganzen, so ergibt sich ein verwickeltes, kontinuierliches Verzweigungs- und Kreuzungssystem, welches im Bereich

des sogenannten Septums ein Netz in allen drei Dimensionen des Raumes darstellt. So wird es verständlich, daß das Septum, wenigstens soweit es die geschilderten Bestandteile betrifft, eine wechselnde Dehnung und Stauchung sowohl in der Richtung von der Ober- zur Unterfläche der Zunge als auch von der Spitze zum Zungengrund gestattet. Es liegt also eine ausgesprochene funktionelle Struktur vor.

Um die Gestalt des Septum auch in der Längsrichtung der Zunge erkennen und deuten zu können, wurden auch dicke Sagittalschnitte angefertigt. Das Bild, welches sich in ihnen bietet, ist bezüglich des Septum enttäuschend (Abb. 20). Selbst an dicken Schnitten ist die Gegend wegen des Zickzackverlaufes der geschilderten Sehnenverbindungen nur in kleinen Inseln getroffen. Das Bindegewebe solcher Stücke zeigt im groben eine Netzform. Durch die Maschenlöcher ziehen die Bündel der jetzt quer getroffenen Transversalisfasern hindurch. Die groben Massen des Netzes besitzen eine feinere Struktur sich spitzwinklig kreuzender Bindegewebsfibrillen. Auch die Längsschnitte bestätigen also die minimale Ausbildung sagittal stehender Bindegewebsmassen, doch das in dieser Hinsicht wenig befriedigende Bild war ja bereits aus der Beobachtung des Muskelfaserverlaufes in dicken Horizontalschnitten zu erwarten.

Bei jungen Feten sieht, was nebenbei festgestellt sein möge, das Septum durchaus anders aus. Wir haben es jedoch einstweilen noch nicht im einzelnen und in der Entwicklung weiter analysiert, da uns vorläufig noch eine hinreichende Zahl aufschlußreicher Entwicklungsstufen fehlt. Wir hoffen, diesen Mangel in einiger Zeit nachholen zu können. Es läßt sich aber jetzt schon soviel erkennen, daß hier — je jünger, desto mehr — das Septum breiter und lockerer gebaut ist. Die Querfasern lassen sich nur schwer bis zur eigentlichen Mittellinie oder darüber hinaus verfolgen. Es handelt sich offenbar um einen breiten Streifen weniger differenzierten Gewebes. — Es scheint nicht unmöglich, daß hier zunächst noch eine Wachstumslinie liegt, von der aus, ähnlich wie um die Epiphysenscheiben eines wachsenden Röhrenknochens herum oder um das Bindegewebe der Schädelnähte die weitere Zunahme der Masse erfolgt und damit das Breitenwachstum der Zunge ermöglicht wird, während das Längenwachstum wohl vom Gebiet der Zungenspitze her ausgeht, das noch längere Zeit sehr arm an differenzierten Muskelfasern und Bündeln bleibt. Selbst

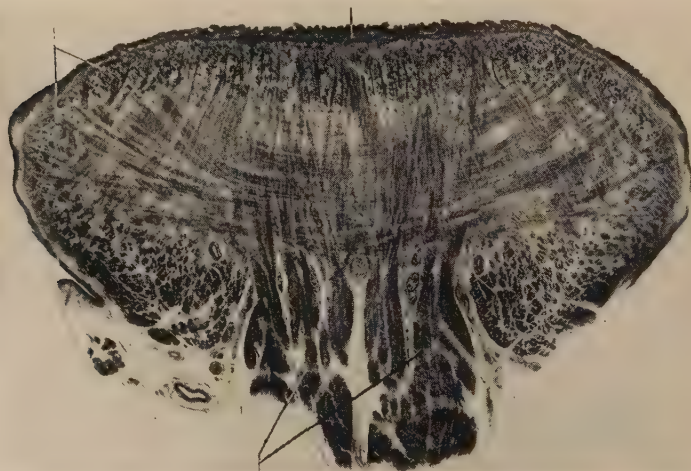
auf dem Sagittalschnitt der Abb. 20 durch die schon fast „fertig“ ausgebildete Zunge des Neugeborenen ist dieses Verhalten an der Spitze immer noch deutlich zu erkennen.

### Die Außenmuskulatur und der *M. perpendicularis* (verticalis)

Als dritter und letzter Anteil der Binnenmuskulatur wäre nun noch der *Perpendicularis*, das vertikale System, einer genaueren Betrachtung zu unterziehen. Ein Teil davon wurde oben

Muskelmantel des  
Longitudinalsystems

Mediane  
Spitzbogenkreuzung



Parallele  
Genioglossusbündel

Abb. 15. Gesamtansicht eines Querschnittes durch die Zunge, etwa zu Beginn des hinteren Drittels gelegen. Zunge, menschl. Embryo, Sch.-St.-Länge 20 cm, Azanfärbung, 150  $\mu$ , Querschnitt. Panphotaufnahme

schon kurz erwähnt, nämlich das paramediane, paraseptale System vertikaler Fasern. Es setzt sich aus wesentlich zarteren und feineren Muskelfasern zusammen, als sie sonst in der Zunge zu beobachten sind. Sie kommen in spitzbogenartigen Überkreuzungen aus dem untersten, tiefliegenden Teil des Septum, steigen dann senkrecht zu beiden Seiten desselben auf und reichen teilweise bis unter das Epithel, sich in der Mitte unter dem Sulcus medianus wieder spitzbogenartig überkreuzend zusammen mit den mittleren Faseranteilen der *Mm. genioglossi*. und teilweise heften sie sich schon vorher seitlich einstrahlend an das Septum. teils



verteilen sie sich, noch weit verfolgbar, in seitlich abzweigenden intermuskulären Bindegewebssepten. Der Hauptteil der selbständigen vertikalen Fasern stellt eine Verbindung vom Dorsum linguae — das wohl mehr als Ursprung zu betrachten ist — zur Unterseite der Zunge dar. Sie sind im wesentlichen nur in den beiden seitlichen Partien der Zunge zu finden, da sich ja in die Mitte der vom Mundboden kommende Genioglossus eindringt. Die Fasern entspringen am Dorsum linguae mit jener oben schon



Abb. 16. Ansicht des Septum linguae von horizontal, die senkrecht getroffenen Fasern sind polarisationsmikroskopisch ausgelöscht. Dadurch besonders plastische Erscheinung des Septum

beschriebenen pinselartigen Aufzweigung ihrer Endsehne. Sie laufen dann, was aus Querschnitten deutlich ersichtlich ist (Abb. 15), nicht genau senkrecht nach unten, sondern etwas schräg von innen oben noch außen unten. In der Hälfte ihres Verlaufes etwa beginnen die einzelnen Muskelfasern sich ziemlich stark aufzuzweigen, mit Abspaltungen anderer sich wieder zu vereinigen und bilden so ein netzartiges Geflecht, durch dessen Maschen sich der in diesen Teilen, nämlich der Unterseite der Zunge, ja sehr mächtige Longitudinalis inferior schiebt. Durch diese starke Auf-

gliederung wird es ermöglicht, daß ohne ein Hinzukommen von neuen Elementen sich die am Dorsum linguae auf einem verhältnismäßig kleinen Raum entspringenden Muskelfasern auf die viel größere Unterfläche der Zunge als Insertionsgebiet gleichmäßig verteilen können. — Die Perpendicularisfasern schieben sich ganz gleichmäßig in die Lücken zwischen den transversalen Bündeln. Sie sind also der Anteil, den wir auf Abb. 16 mit Hilfe des Polari-



Abb. 17. Aufteilung der Muskelbündel von beiden Seiten am Septum, mit gut zu beobachtenden durchlaufenden Fibrillen. Aufnahmen 16 u. 17: Zunge, menschl. Foet, Azanfärbung, 150  $\mu$ , Horizontalschnitt. Panphotaufnahme

sationsmikroskopes optisch ausgelöscht haben und den man auf Abb. 17 im Querschnitt sieht.

Nachdem wir uns bis jetzt mit dem Verlauf der Binnenmuskulatur beschäftigt haben, bliebe nun nur noch die Betrachtung der muskulären Anteile, die von äußeren Skelettansatzpunkten entspringend in das Corpus linguae einstrahlen, die Außenmuskulatur.

Der Mächtigste unter ihnen ist der Genioglossus (Abb. 21). Er entspringt schnig an der Spina muscoli genioglossi mandi-

bulae und strahlt vom Mundboden her in die Zungenmuskulatur ein, und zwar beiderseits ziemlich deutlich in drei Hauptsträngen. Zwischen den beiden Genioglossi liegt an ihrem Eintritt in die Zunge der tiefe Teil des Septum linguae eingeschlossen. Die Fasern breiten sich fächerförmig in der Sagittalebene über die ganze Zunge aus (Abb. 20), von der Spitze über das Dorsum linguae bis zur Radix. Die vordersten Fasern erstrecken sich als ein Teil des longitudinalen Systems bis zur Spitze, der Hauptanteil der Fasern zeigt einen mehr oder weniger vertikalen Verlauf, die hintersten



Abb. 18. Schematische Darstellung des Septum (Drahtmodell). Jedes horizontale Muskelbündel verteilt sich in der Gegend des „Septum“ auf vier gegenüberliegende, nämlich zwei der gleichen Ebene und zwei der höheren und tieferen Ebene

dagegen liegen wieder nahezu in longitudinaler Richtung und stehen mit der Epiglottis und dem Hyoid in Verbindung. Seine stärkste Entfaltung hat der Genioglossus im mittleren und hinteren Teil der Zunge. Aus Querschnitten ist ersichtlich, daß er sich ebenso wie in der Sagittalebene auch in der Frontalebene von der Mitte nach den lateralen Zungenrändern hin etwas fächerförmig ausbreitet. Die mittelsten Genioglossusfasern beider Seiten weichen dem Septum, das sich zwischen sie hineinschiebt, etwas bogenförmig aus. In der Mitte über demselben, direkt unter dem Sulcus medianus linguae überkreuzen sich diese Faseranteile nach Art der beschriebenen gotischen Spitzbogen (Abb. 1), so daß die des rechten Genioglossus links inserieren und umgekehrt. Ebenso, wie

einige Fasern des paramedianen, paraseptalen Systems seitlich am Septum inserieren, so sind auch einige Fasern des Genioglossus zu beobachten, die in sehr spitzem Winkel seitlich am Septum ansetzen.

Als ein weiterer Außenmuskel wäre der Hyoglossus zu nennen. Er hat seinen Ursprung am Corpus und Cornu minus des Hyoid, steigt von hier aus mit seinen Fasern zunächst ziemlich

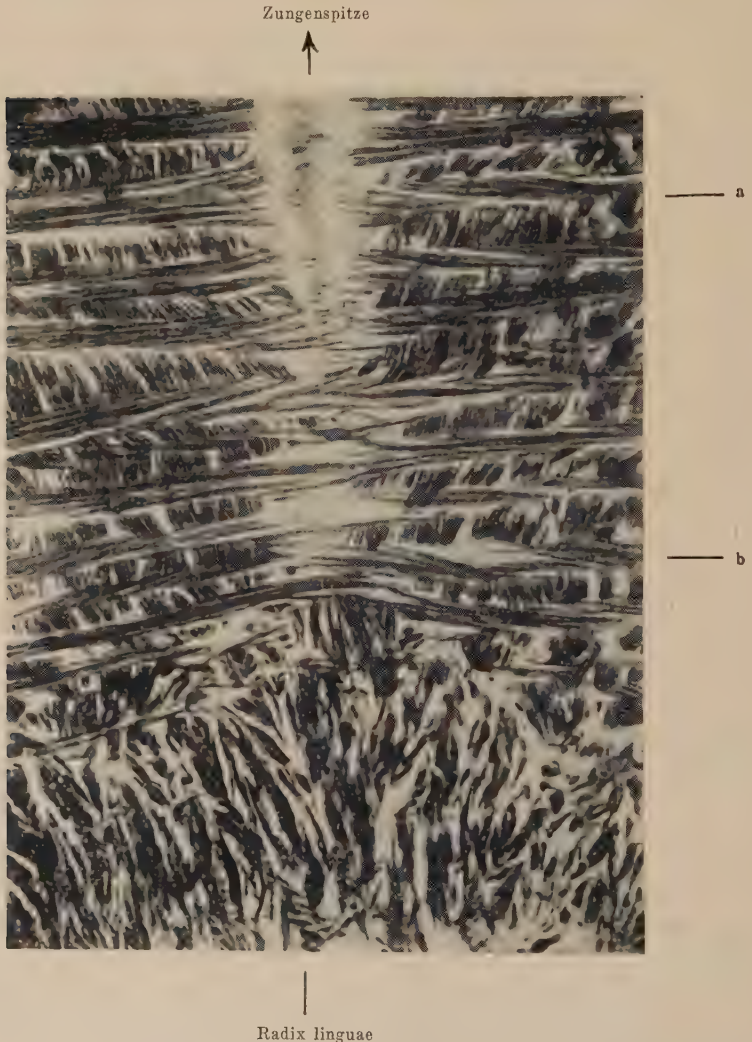


Abb. 19. Horizontalansicht des hinteren Teiles des Zungenseptum: a) Die Sehnenfibrillen im Bereich des Septum mit der deutlichen eigentümlichen Nahtlinie. b) darunter durchlaufend muskuläre Kreuzungen (vgl. damit Abb. 16 u. 17 der mittleren Zungenteile)



steil nach oben und tritt dann zusammen mit dem M. styloglossus hinten seitlich in das Corpus linguae ein. Der Letztere spaltet sich hier auf in zwei Teile, wie wir noch sehen werden, und mit dem einen dieser beiden strahlen die Fasern des Hyoglossus auf beiden Seiten der Zunge bis etwa zum vorderen Drittel und zum Dorsum linguae aus, mit vorwiegend longitudinalem Faserverlauf (Abb 22). Er ist mitbeteiligt an der Bildung der langdurchlaufenden inner-

a) Muskelmantel der  
Longitudinalisbügel

d) Mesenchym-  
reicher-muskel-  
armer Spitzen-  
teil



e) Teile des „Septum“

Abb. 20. Gesamtansicht eines Sagittalschnittes etwa durch die Mitte der Zunge. a) Longitudinale Bogen unter dem Epithel. b) Fächer der Genioglossusfasern. c) Einzelne Inseln des im Schnitt getroffenen „Septum“, dessen tiefergelegener Teil, mit gut zu beobachtenden feinen sich kreuzenden Muskelfasern. d) Die Spitze der Zunge zeigt ein noch ziemlich undifferenziertes Bild, wie früher schon erwähnt wurde. Zunge, menschl. Embryo, Sch.-St.-Länge 15 cm, Azanfärbung, Sagittalschnitt 150  $\mu$

sten Fasern des Longitudinalis und bildet mit ihnen einen Zuschuß zu den Bügelfasern des eigentlichen longitudinalis. In den hinteren Zungenteilen überwiegt er als Anteil des Längssystems.

Als letzter bliebe noch der Styloglossus zu betrachten. Er entspringt am Processus styloides des Schläfenbeines und tritt gemeinsam mit dem Hyoglossus und Fasern des Palatoglossus seitlich im Gebiet der Radix linguae in die Zunge ein. Wie oben schon erwähnt, spalten sich hier seine Fasern in zwei Anteile auf: Der eine Teil verläuft zusammen mit den Fasern des Hyoglossus und Palatoglossus seitlich in longitudinalen Fasern in

leichtem Bogen nach vorn zur Zungenspitze (Abb. 23). Der andere Teil dagegen biegt nach dem Eintritt in das Corpus linguae in ziemlich scharfem Bogen zur Mitte hin um und geht über in das transversale Muskelsystem, das er im Gebiet der Radix weitgehend ersetzt. Die Fasern laufen ohne Unterbrechung quer hinten durch die Radix linguae, sozusagen als der letzte Abschnitt des M. transversus, hindurch und verlassen den Zungenkörper an der entgegengesetzten Seite, um am Processus styloides zu endigen. Es wird also von einem Teil der Styloglossusfasern eine durchgehende schleuder- oder schaukelähnliche Verbindung von einem

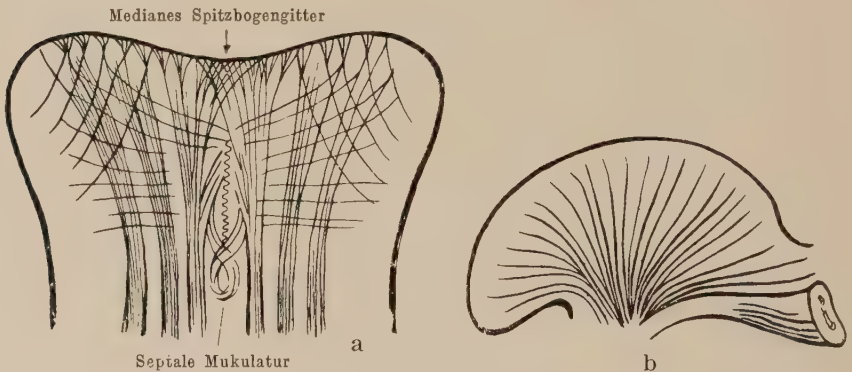


Abb. 21. Schematische Gesamtdarstellung des M. genioglossus. a) Querschnitt, Eintritt vom Zungenrund in drei gut voneinander abgrenzbaren Zügen auf jeder Seite. b) Fächerförmige Ausbreitung im Sagittalschnitt. (Vgl. auch Abb. 20.)

Proc. styloides über die Radix linguae zum anderen gebildet (Abb. 23 a). Mit seinen zur Zungenspitze hin verlaufenden Fasern ist der Styloglossus also am longitudinalen System beteiligt, mit den anderen, hinten bogenförmig umbiegenden dagegen geht er über in das transversale System. (Eine ähnliche Beobachtung des Verlaufes beschrieb übrigens Hesse schon 1875 in seiner Arbeit.) Somit nimmt er, oberflächlich sich ausbreitend, einen sehr großen Teil der Zungenoberfläche ein, ohne nennenswert in die Tiefe zu gehen.

Vielleicht bietet die vorliegende Analyse der einzelnen muskulären und bindegewebigen Anteile der Zunge und die anschließende Synthese zu größeren zusammenhängenden Systemen eine geeignete Grundlage, um in einer späteren Arbeit mit einer genaueren Feststellung ihres inneren Bewegungsmechanismus und

der Klärung der Einfügung der eingelagerten Drüsen und lymphatischen Organe, der Gefäße und Nerven, zu einer Gesamtaufassung der Zunge als funktionelles System zu kommen.

### Nachtrag

Nach Beendigung der vorliegenden Studie (April 1950) wurde uns eine Arbeit bekannt, welche in der Schweiz in den „Acta Anatomica“ 1949 erschien, als die unsrige begonnen wurde. Es ist die kurze, aber aufschlußreiche Untersuchung von W. Döntenwill über „Die funktionelle Morphologie der Tunica propria linguae beim Menschen“. Er geht von anderen Gesichtspunkten

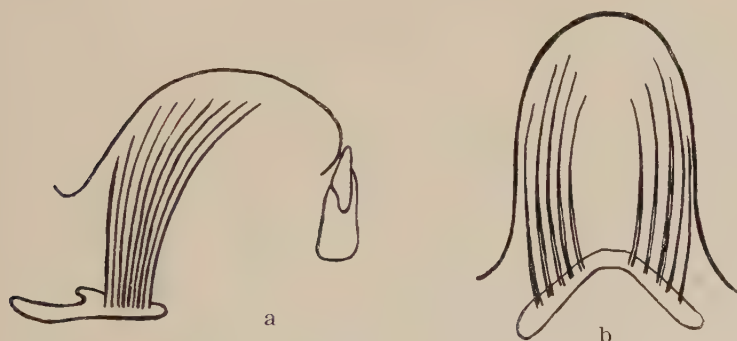


Abb. 22. Schematische Gesamtdarstellung des M. hyoglossus. a) In Seitenansicht. b) In Horizontalansicht.

als den unsrigen aus, insofern, als er die Aponeurosis linguae als isolierte Oberflächenhaut betrachtet, während wir von der Muskulatur herkommend, in die Aponeurosis linguae hineingeführt wurden. Hinsichtlich der Struktur kam er, was die Flächenansicht betrifft, zu den gleichen Beobachtungen:

Ein Scherengitter aus kollagenen Fibrillen, durch dessen rhombische Maschen die vertikal zur Oberfläche weiteraufsteigenden Muskelfasern (er nennt ebenso auch Nerven und Gefäße) hindurchtreten und er bietet schöne Abbildungen über die Längs- oder Querdehnung dieses Gitters bei Streckung oder Verbreiterung der Zunge. Entsprechend seinem anderen Ausgangspunkt läßt er verschiedene Fragen offen, die in der unsrigen den wesentlichsten Teil ausmachen:

Wenn die Aponeurosis linguae (von ihm treffend als stratum reticulare bezeichnet) nicht von der Muskulatur fixiert wird, so

stellt sich die Frage, wie sie sich sonst zum subepithelialen Bindegewebe und zur unter ihr liegenden Muskulatur und deren Bindegewebssystemen verhält. Er erwähnt auch auffallenderweise nicht die zahlreichen Arbeiten von Benninghoff und die durch ihn angeregten Untersuchungen seiner Schüler und Mitarbeiter, in denen das Prinzip des Scherengitters für die kollagenen, dehnbaren Bindegewebsstrukturen schon so oft gefunden und gedeutet und immer wieder bestätigt wurde. (Siehe z. B. Benninghoff: „Bauprinzipien des Bindegewebes und der Muskulatur und ihre funktionelle Bedeutung“ und „Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes“). Uns schien es ganz besonders wesent-

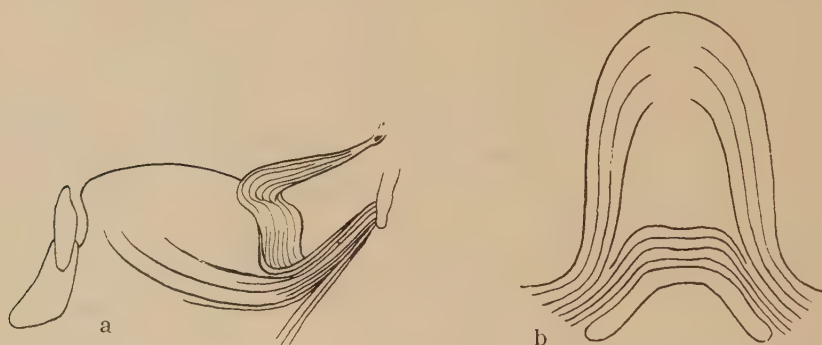


Abb. 23. Schematische Gesamtdarstellung des M. styloglossus. a) Seitenansicht, zwei Anteile, der eine Teil geht als longitudinale Faser nach vorn, der andere als Teil des transversalen Systems zur anderen Seite, eine schleuderartige Verbindung der beiden Proc. styloides bildend. b) Horizontalansicht.

lich, wo dieses Gitter morphologisch und funktionell verankert ist, das heißt, wie es sich als nicht abgeschlossenes Teilsystem in das größere seiner Nachbarschaft einfügt. Man kann diese Form der Fragestellung und ihrer Beantwortungsgrundsätze kaum deutlicher formulieren, als es Benninghoff in dem letztgenannten Vortrag auf der Anatomentagung in Breslau bereits 1931<sup>1</sup> tat: „Man wird also bei jedem Stück Bindegewebe fragen, welcher Abschnitt des Systems vorliegt, zu welchem Inhaltskörper es gehört, und wie dieser geformt ist. Man wird ferner fragen, wo diese Hüllen angekettet sind, am Knochen, am Knorpel, am Muskel, denn viele Hüllen sind nicht in sich geschlossen, sondern sind an mehreren Punkten verankert, oder die Bindegewebsschläuche gehen an ihren Enden in Sehnen über (Muskel). Hat man die

<sup>1</sup> Siehe Anat. Anz. 72, Ergänzungsheft (Verh. Anat. Ges. Breslau).



Form des Rahmens und die Haftpunkte der Membran, dann wird der Faserverlauf in dieser Membran vermutlich in Richtung der stärksten Spannungen liegen, die diese Membran bei der Dehnung erteidet, wobei alles Bindegewebe auf die Grundform eines Maschengewebes zurückgeführt werden kann. Sind diese Maschen sehr verschieblich, wie beim Muskel, dann kann man nicht von trajektorieller Lage der Fasern sprechen, sondern von einer funktionellen.“ Wir hoffen in diesem Sinne die auf die Oberflächenansicht beschränkte Feststellung des Gitters durch D o n t e n w i l l in die Tiefe hin ergänzt und in einleuchtenden Zusammenhang mit der Muskulatur gebracht zu haben: Die Aponeurosis linguae bzw. das stratum reticulare bildet tatsächlich auch in die Tiefe, also senkrecht zum Oberflächennetz ein Gitter. Daraus erklärt sich auch D o n t e n w i l l s richtige Feststellung, daß die Aponeurosis hinter dem V-linguae so erheblich an Dicke abnimmt, und daß „man hinter dem V in der Gegend der Drüsen des Zungengrundes nur noch eine dünne, die Drüsen überkleidende Lage feststellen kann“. Das kommt nämlich daher, daß die tieferen Schichten des Netzes (in der Vertikalrichtung) durch die eingelagerten Drüsen und lymphatischen Anteile innerhalb der rhombischen Maschen maximal entfaltet und aufgefüllt werden und damit die sonst dickere Bindegewebsschicht sozusagen „aufgebraucht“ wird, so daß schließlich nur noch das dünne Gitter unter dem Epithel als Hülle übrigbleibt.

## Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System

### Zusammenfassung

Die Anordnung der Zungenmuskulatur und des dazugehörigen Bindegewebsapparates (Septum und Aponeurosis linguae) wird in ihrer plastischen gegenseitigen Zuordnung untersucht. Die in der systematischen Anatomie benannten Einzelmuskeln zeigen zahlreiche Verknüpfungen auch über die Mittellinie hinweg. Das Septum ist keine bindegewebige Scheidewand, sondern eine komplizierte Verknüpfung der Transversalmuskeln. Die Longitudinalmuskulatur besteht aus oberflächlich kürzesten, zur Tiefe hin längeren Bügeln, die noch tiefer durch Styloglossusfasern ergänzt werden. Die Aponeurosis linguae stellt ein dreidimensionales

Gitter dar, in welches die Sehnen der einstrahlenden Muskeln ohne eigene Abgrenzbarkeit eingehen. Die funktionellen Möglichkeiten dieses Netzes in Beziehung zur Muskulatur werden erörtert.

### **Предварительные изучение мускулатуры языка**

#### **Краткое содержание**

Мышцы языка и соответствующий аппарат соединительной ткани (septum aponeurosis linguae) рассматриваются в своих пластических взаимоотношениях. В систематической анатомии называемые отдельные мышцы обнаруживают ряд связей и помимо средней линии. Septum не представляет собой перегородки соединительной ткани; это сложная связь поперечных мышц. Продольная мускулатура состоит из поверхностно-коротких, удлиняющихся скобок, дополненных стилоглоссальными волокнами. Aponeurosis linguae трехразмерная сетка, в которую входят сухожилия мышц.

Автор описывает функциональные способности этой сетки по отношению к мускулатуре.

### **Preliminary studies of the tongue**

#### **Summary**

The writer investigates the reciprocal plastic co-ordination of the lingual musculature and of the connective-tissue apparatus forming part of it (septum and lingual aponeurosis). The isolated muscles denominated in systematic anatomy show numerous linkages which partly cross the middle line. The septum is no fibrous dividing wall but a complicated linkage of the transverse muscles. The longitudinal musculature consists of bow-shaped pieces which are shortest near the surface and get longer as they get farther toward the depth. Those even deeper are completed by styloglossus fibers. The lingual aponeurosis forms a three-dimensional lattice into which the tendons of the converging muscles are inserted. The possible functions of this network with regard to the musculature are discussed.

### **Etudes préliminaires sur la langue**

#### **Résumé**

L'auteur étudie la coordination plastique réciproque de la musculature linguale et de l'appareil fibreux en faisant partie (septum

et aponévrose linguale). Les muscles isolés dénommés en anatomie systématique présentent de nombreuses liaisons dépassant en partie la ligne moyenne. Le septum n'est pas une cloison fibreuse, mais est une jonction compliquée des muscles transversaux. La musculature longitudinale se compose de pièces recourbées en arc, qui sont le plus courtes à la surface et plus longues vers la profondeur, alors que les pièces encore plus profondes se complètent par des fibres styloglosses. L'aponévrose linguale représente une grille à trois dimensions dans laquelle entrent les tendons des muscles convergeant en forme de rayons. Les possibilités fonctionnelles de ce réseau par rapport à la musculature sont discutées.

### Schrifttum

Benninghoff, A.: Die Anatomie funktioneller Systeme. Morph. Jb. **65** (1930). — Ders.: Bauprinzipien des Bindegewebes und der Muskulatur und ihre funktionelle Bedeutung. Verh. dtsh. orthop. Ges. **30**, Kongreß Köln 2.—4. Sept. 1935. — Ders.: Funktionelle Anpassung. Handw. d. Naturw. 2. Aufl., 1933. — Ders.: Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes. Anat. Anz. **72**, Ergänzungsheft (1931). — Ders.: Über die Entstehung funktioneller Strukturen. Verh. anat. Ges. 1931. — Herz und Gefäßsystem. In: v. Möllendorffs Handb. d. mikrosk. Anat. Bd. VI/1, Springer, Berlin 1930. — Braus, H.: Anatomie des Menschen. Bd. 2: Eingeweide. Springer, Berlin 1924. — Döntenwill, W.: Die funktionelle Morphologie der Tunica propria linguae beim Menschen. Acta Anatomica, Basel — New York 1949. — Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. Springer, Berlin 1943. — Frey, H. (nach Oppel): Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. W. Engelmann, Leipzig 1876. — Gegenbauer, K.: Über die Unterzunge des Menschen und der Säugetiere. Morph. Jb. **9**, 428—456 (1884). — Ders.: Beiträge zur Morphologie der Zunge. Morph. Jb. **11**, 556—606 (1886). — Ders.: Zur Phylogenese der Zunge. Morph. Jb. **21**, 1, 18 (1894). — Goerttler, K.: Der funktionelle Bau des menschlichen Uterus. Anat. Anz. **67** (1929) Ders.: Anat. Tagung Bonn 1949, Kongreßvortrag über die funktionelle Struktur der Muskulatur in der Umgebung der Plica vocalis. — Ders.: Die Gestaltungsfähigkeit des quergestreiften Muskelgewebes unter dem Einfluß experimentell abgeänderter Funktionsbedingungen (Vorl. Mitt.). Verh. orthop. Ges. **1935**. — Graf, P.: Eigenartige Strukturverhältnisse in der Muskulatur der menschlichen Uvula. Z. Anat. u. Entw.gesch. **114**, H. 4 (1949). — Heringa, C.: Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes. Verh. anat. Ges. **1931**. — Ders.: Untersuchungen über den Bau und die Bedeutung des Bindegewebes. Z. mikrosk.-anat. Forsch. (1924). — Hesse, F.: Über die Muskeln der menschlichen Zunge. Z. Anat. u. Entw.gesch. **1**, 80—106 (1876). — Hofmann, H.:

Die Struktur der Milzkapsel und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **90**, H. 1. — Lechner, W.: Studien über die Zungenatmung der Hunde, das sog. Hacheln. (Mit besonderer Berücksichtigung der anatomischen Grundlagen.) Diss. d. Tierärztl. Hochschule Wien 1929. — Lubosch, W.: Inhalt und Grenzen des neu aufgestellten Begriffes, „Funktionelles System“, dargelegt an der Anatomie der Chamäleon-Zunge. *Verh. anat. Ges.* **1931**. — Nußbaum und Markowski: Zur vergleichenden Anatomie der Stützorgane in der Zunge der Säugetiere. *Anat. Anz.* **12**, 551—561 (1896). — Ders.: Weitere Studien über die vergleichende Anatomie und Phylogenie der Zungenstützorgane der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der Stützgebilde der menschlichen Zunge. *Anat. Anz.* **13**, 345, 358 (1897). — Oppel, A.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. 3. Teil. Kritische Zusammenstellung aller bisherigen Forschungen über die vergleichende Anatomie der Stützgebilde der Zunge. Fischer, Jena 1900. — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie. J. F. Bergmann, München 1935. — Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern: Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend anatomische Studie. Liter.-artist. Anstalt Theod. Riedel, München 1884. — Schreiber, H.: Konstruktionsmorphologische Betrachtungen über den Wandungs-bau der menschlichen Vagina. *Arch. Gynäk.* **174**, H. 2 (1942). — Schumacher, v. S.: Die Zunge. In: v. Möllendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie. Bd. V/1, Springer, Berlin 1930. — Sobotta, J.: Über den Zusammenhang von Muskeln und Sehne. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **1**, 229—244 (1924). — Tokarski, J.: Neue Tatsachen zur vergleichenden Anatomie der Stützorgane der Zunge der Säugetiere. *Anat. Anz.* **25**, 121—131 (1904). — Trautmann-Fiebiger, A.: Lehrbuch der Histologie und der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere. Verlagsbuchhandlung P. Parey, Berlin 1941. — Zaglas, John (nach Oppel): On the muscular structure of the tongue of man and certain of the mammalia. *Goodsirs Ann. of Anat. and Physiol.* 1850 u. 1852.



*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz.  
Direktor: Prof. Dr. med. Dr. phil. nat. A. Dabelow.*

## Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System

*Herrn Prof. Dr. med. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

### IV. Der Entfaltungsmechanismus der Zungendrüsen in Beziehung zum umgebenden Gewebe (Muskulatur, Bindegewebe, Gefäße)

Von  
**Jürgen Probst**

Mit 35 Abbildungen im Text

#### Inhalt

	Seite
Einleitung . . . . .	77
Methoden und Material . . . . .	80
1. Glandulae linguales posteriores . . . . .	81
Die Entwicklung des epithelialen Drüsenbaumes und seine Beziehungen zu Muskulatur und Bindegewebe . . . . .	81
Das Verhalten von Gefäßsystem und Drüsenbaum . . . . .	103
2. Glandula apicis linguae . . . . .	114
Die Entwicklung des epithelialen Drüsenbaumes und seine Beziehungen zu Muskulatur und Bindegewebe . . . . .	114
Das Verhalten von Gefäßsystem und Drüsenbaum . . . . .	126
Ein Fall von abnormer Lokalisation einer Glandula apicis linguae . . . . .	132
Ergebnisse der Untersuchungen . . . . .	134
Zusammenfassung . . . . .	136
Schrifttum . . . . .	137

#### Einleitung

Die Drüsen der Zunge sind seit über 100 Jahren immer wieder Gegenstand der anatomischen Forschung gewesen. Seit Blandins Entdeckung der Zungenspitzendrüse (1823), besonders aber seit der grundlegenden Arbeit v. Ebners (1873) sind sie unter wechselnden Gesichtspunkten der Untersuchung unterzogen worden, sei es als histologisches Substrat, sei es hinsichtlich ihrer topographischen Verhältnisse, sei es

schließlich auch als Adnexa des Geschmackssinnesapparates. Richtete sich das Hauptinteresse zuerst auf die Feststellung von Drüsen in der Zunge überhaupt (Blandin 1834, Nuhn — der Wiederentdecker der Zungenspitzendrüse — 1845, Weber 1827, Brühl 1850, Koelliker 1850/52), so trat die histologische Untersuchung einerseits, die Topographie der Drüsen andererseits in der Zeit nach v. Ebner in den Vordergrund. Diese Forschungen sind mit den Namen Henle (1873), Podwisotzky (1878), Ludwig Ferdinand Prinz v. Bayern (1884), Ellenberger (1884), Kunze und Mühlbach (1885), Tuckerman (1890), Zuckerkandl (1891), Oppel (1899/1900), um nur einige zu nennen, verbunden. Darüber hinaus stand die Zungenspitzendrüse des öfteren auch im Mittelpunkt phylogenetischer Fragestellungen, und zwar mehr als die übrigen Zungendrüsen, weil sie nicht in der Zunge aller Säugetiere vorhanden ist, wie jene, also eine nur wenigen Species eigentümliche Bildung darstellt (Gegenbaur 1884, Prinz Ludwig Ferdinand v. Bayern 1884, Oppel 1899/1900). Die Entwicklungsgeschichte hat in erster Linie die großen Speicheldrüsen erforscht. Die Angaben über die hier zu besprechende Drüse beziehen sich bis auf eine Ausnahme (Baumgartner, 1917) lediglich auf die früheren Entwicklungsstadien (Gräberg 1898, Hjelmsman 1941) und berücksichtigen nur die histologische Komponente.

Da alle diese und mehrere andere Untersuchungen mehr oder weniger in das Gebiet der deskriptiven bzw. vergleichenden Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte fallen, soll hier im folgenden versucht werden, die Beziehungen zwischen Drüsen und umgebenden Geweben im Sinne der Anatomie funktioneller Systeme aufzuklären. Nach der verdienstvollen Analyse des Einzelnen in der vorangegangenen Zeit soll — um Benninghoff zu folgen — versucht werden, „die Formteile jeder Größenordnung wieder als Glieder eines größeren Ganzen zu verstehen, mit dem sie in lebendiger Wechselwirkung stehen, in dem jedes Glied ins Ganze wirkt und andererseits das Ganze als Bedingung am Aufbau des Gliedes beteiligt ist“.

Untersuchungen in dieser Richtung liegen für verschiedene Drüsen bereits vor; vor allem A. Dabelow hat die Gewebsskorrelationen mehrerer Drüsen aufgeklärt. So wurden die Milchdrüsen des Menschen und einiger Nagetiere (1933, 1941) und die großen Mundspeicheldrüsen (1934) schon erforscht. Die für die funktionelle Anatomie wesentlichen Ergebnisse jener Arbeiten ließen es gerechtfertigt erscheinen, eine ähnliche Untersuchung auch auf die Drüsen der Zunge zu richten. Auf histologische Einzelfragen darf dabei verzichtet werden; die Bearbeitung der Zunge und der Drüsen im v. Möllendorffschen Handbuch gibt darüber hinreichende Auskunft.

Die Entwicklung der großen Speicheldrüsen geht während des embryonalen Lebens innerhalb eines embryonalen Bindegewebes — es wurde als Gefäßmesenchym erkannt — vor sich; alle beteiligten Gewebe befinden sich dabei etwa auf gleicher Entwicklungsstufe und reifen gemeinsam ihrer definitiven Form entgegen. Die Verhältnisse bei der Milchdrüse sind anders zu beurteilen, da diese, zwar embryonal angelegt, sich in

mehreren Abschnitten erst zu ihrer Sekretionsfähigkeit entwickelt; die beiden wesentlichen Entwicklungsabschnitte fallen in die Zeit der Pubertät und Gravidität, also in eine Zeit, in der das Nachbargewebe, das ohne Unterbrechung reifte, längst „erwachsen“ ist. Die Milchdrüse stellt mit ihrer unzusammenhängenden Entwicklung aber nicht die einzige Form einer Sonderentwicklung dar. Nimmt man die Entwicklungsverhältnisse der großen Speicheldrüsen in ihrem Gefäßmesenchym nämlich einmal als die unkompliziertesten an, so sind diese für die Entwicklung der Zungendrüsen doch erheblich verwickelter. Denn hier findet — jedenfalls bei den hinteren Zungendrüsen — die Entwicklung nicht in einen bindegewebig erfüllten Raum, das Gefäßmesenchym, hinein statt, sondern innerhalb eines Gefüges quergestreifter Muskeln. Diese Drüsen spielen sozusagen der Muskulatur gegenüber „die Rolle des Nachgeborenen“ (Oppel 1899); für die serösen Drüsen gilt dies ohnehin auch noch in phylogenetischer Hinsicht. Die getrennte Untersuchung der hinteren und der vorderen Zungendrüsen wurde ursprünglich deswegen vorgenommen, weil zunächst nur rein mucöse und rein seröse Drüsen in ihren Korrelationen zur Umgebung untersucht werden sollten. Angesichts der Tatsache, daß von der Zungenspitzendrüse bekannt ist, daß sie eine gemischte Drüse darstellt, war anfangs daran gedacht worden, daß die Aufklärung der Umgebungsbeziehungen im wesentlichen eine Frage der Wechselbeziehungen zwischen vergesellschafteten mucösen und serösen Drüsen einmal und zum zweiten eine solche der Beziehungen zwischen jenem Konglomerat und der Umgebung sein würde. Im Verlaufe der Untersuchungen hat sich sehr bald ergeben, daß eine solche Frage nicht gestellt werden kann, da man ohne Rücksicht auf die histologischen Einzelteile die Gestalt der Drüse als eine einheitliche betrachten muß. Es ist aber keineswegs müßig, auch die Zungenspitzendrüse einer Untersuchung zu unterziehen; denn gestaltlich gleicht sie ebensowenig der einen wie der anderen Art der hinteren Zungendrüsen wie histologisch, wovon schon v. Ebner (1873) bemerkte, daß sie „aber in ihrem Baue etwas von den Drüsen der Zungenwurzel verschieden“ sei. Dabei ist noch besonders zu bedenken, daß die Entwicklung der Zungenspitzendrüse früher beginnt als die der hinteren Zungendrüsen und daß die Entwicklung des Muskelkörpers umgekehrt von pharyngeal nach apical fortschreitet. Es darf daher von vornherein erwartet werden, daß die Entwicklung und Entfaltung der Zungenspitzendrüse oftmals andere Wege — und die Ergebnisse der Untersuchung bestätigen diese Erwartung — als diejenigen der hinteren Zungendrüsen gehen werden.

In beiden Abschnitten wird zunächst das gegenseitige Verhältnis zwischen quergestreifter Muskulatur und epitheliale Drüsenbaum zu klären sein. Die Untersuchung würde aber unvollständig, wenn nicht gar zwecklos sein, würde nicht auch das Bindegewebe, das — ganz zu Unrecht — gemeinhin als interstitielles Gewebe abgetan wird, berücksichtigt werden. In gesonderten Teilen soll jeweils das Gefäßsystem, das bei der Eigenartigkeit des Drüsen-Muskeln-Verhältnisses Besonderheiten erwarten läßt, zur Sprache kommen. Schließlich kann im An-

schluß an den zweiten Abschnitt ein während der Untersuchungen zufällig angetroffener Befund von abnorm lokalisierter Entwicklung einer Zungenspitzendrüse noch mitgeteilt werden, und es wird an Hand dieses Falles auch kurz auf Fragen des Zusammenhanges von Phylogenie und Morphologie eingegangen werden können.

### Methoden und Material

Die Darstellung der geschilderten Verhältnisse ist mit den klassischen mikroskopischen Methoden nicht möglich. Selbst Plattenrekonstruktionen dürften für die Erforschung des Problems kaum geeignet sein. Es wurde daher wieder auf die bereits von A. Dabelow angewandte Methode der dicken Schnitte zurückgegriffen. Für die Darstellung der Drüsen kam die Alaunkarminfärbung mit nachfolgender vorsichtiger Differenzierung in HCl-Alkohol — letztere zur Entfärbung der Muskulatur und des Bindegewebes — in Frage, für die des Gefäßnetzes die Injektion mit filtrierter chinesischer Tusche. Die Beziehungen der Muskelfasern und -bündel untereinander und zu den Drüsen ließen sich bei dieser Färbung nicht mit Sicherheit aufklären; auch umfangreiche Kontrastfärbungen am dicken Schnitt versprachen nicht mehr Erfolg. So wurde die Untersuchung schließlich auf die Beobachtung im polarisierten Licht bei mittlerer Vergrößerung aufgebaut. Wo es für die Eigenverhältnisse der Drüse erforderlich war, wurde unter ein und demselben Mikroskop abwechselnd mit polarisiertem und normalem Licht gearbeitet. Die Untersuchung der Bindegewebsverhältnisse war auf zwei Wegen möglich: Einmal wurden dicke Schnitte nach dem Prinzip des Semperschen Verfahrens angefertigt und diese Präparate dann im auffallenden Licht untersucht, zum zweiten wurden normale Paraffinschnitte nach Bielschowsky-Pap silberimprägniert; beide Methoden ergänzen sich sehr schön, auch schließt die Silberimprägnation eine mögliche Überbewertung der Trockenpräparate aus. Für die Betrachtung des injizierten Gefäßsystems im dicken Schnitt, wobei die Drüsen ebenfalls wiederum mit Alaunkarminfärbung dargestellt wurden, erwies sich das tiefenscharfe Binokular (Zeiß-Opton) als sehr gut geeignet.

Das untersuchte Material stammt von menschlichen Zungen aus den Stadien zwischen dem 3. Embryonalmonat und dem 6. Lebensjahr. Das Alter der Embryonalstadien ist in Millimetern der Scheitelsteißlänge (SSL) angegeben; wo nur separate Zungen zur Verfügung standen, ist das mitgeteilte Alter verzeichnet. Zur Untersuchung gelangten die im Zusammenhang mit den Geschmacksknospen tragenden Papillen befindlichen Drüsen, also die serösen v. Ebnerschen und die mucösen Weberschen Drüsen. Da farbliche und histologische Differenzierungsmöglichkeiten besonders bei jüngeren Stadien nicht gegeben waren, wurden als seröse Drüsen nur solche beachtet, bei denen ein sicheres Kriterium in Gestalt ihrer Mündung im Wallgraben der Papilla circumvallata vorhanden war. Als Webersche Drüsen wurden vornehmlich die vor den Papillae circumvallatae liegenden, als Drüsen des Zungengrundes die weit hinter diesen befindlichen betrachtet. Auf eine weitgehende Einbeziehung der Drüsen des Zungengrundes wurde mit Rück-



sicht auf eine von Wassermann angekündigte Untersuchung (Diskussionsbemerkerung zum Vortrag A. Dabelow, Verh. Anat. Ges. 1934) über die Entwicklung der Drüsen des Zungengrundes abgesehen. Das Ergebnis jener Untersuchungen war leider nicht erreichbar. Die aus den in der Einleitung dargelegten Gründen gesondert untersuchte Zungenspitzendrüse bot hinsichtlich ihrer Lokalisation keine Abgrenzungsschwierigkeiten. Für die Injektionspräparate mußte auch tierisches Material herangezogen werden, da die Gefäßinjektion am erkalteten Organ oder Fetus nicht immer bis zur wünschenswerten Vollständigkeit gelang. Während im 2. Abschnitt nur menschliches Material verwendet werden konnte, wurde im 1. Abschnitt durch Ausdehnung auf ein genügend verschiedenes Tiermaterial — Hund, Katze, Kaninchen, Ratte — und Vergleich mit menschlichen Injektionsobjekten sichergestellt, daß nicht nur Sonderverhältnisse einer einzelnen Species als allgemeingültig konstatiert wurden.

Die beigefügten Abbildungen sind größtenteils Zeichnungen nach ausgewählten typischen Präparaten, kleinerenteils Mikrophotogramme im durchfallenden oder auffallenden Licht (Leitz-Panphot und Leitz-Panphot-Ultropak). Auf Zeichnungen mußte zwingend zurückgegriffen werden, da die schlechte Differenzierungsmöglichkeit der Muskulatur bei der angewandten Färbemethode sowie die ungenügende Sichtbarkeit der Drüse im polarisierten Licht photographische Aufnahmen nicht gestatteten; ebenso mußte die Gefäßversorgung um der Erhaltung des räumlichen Eindrucks willen zeichnerisch festgehalten werden. Zwei Abbildungen zum zweiten Abschnitt hat liebenswürdigerweise Herr Prof. Dr. Dr. Dabelow (entnommen aus Verh. Anat. Ges. 1934) zur Verfügung gestellt.

## 1. Glandulae linguales posteriores

### *Die Entwicklung des epithelialen Drüsenbaumes und seine Beziehungen zu Muskulatur und Bindegewebe*

Der Zeitpunkt der Anlage der serösen v. Ebnerschen Drüsen fällt bekanntlich etwa in den 4. Embryonalmonat, entsprechend einer Scheitelsteißlänge von 120 mm; lediglich Baumgartner (1917) hat Anlagen dieser Drüsen bei einem Fetus von nur 8.5 cm Länge beobachtet. (Der amerikanische Originaltext gibt nur das Wort „Länge“, nicht die Meßpunkte an.) Etwas eher erscheinen bereits die Anlagen der Schleimdrüsen und der zur Papilla foliata gehörigen Drüsen. Zu dieser Zeit ist aber die Zungenmuskulatur nicht nur erst in ihren Grundrichtungen angelegt, sondern schon ganz ausgezeichnet differenziert (His 1885, Pons-Tortella 1935). Bevor die Entwicklung des wachsenden Drüsenbaumes verfolgt werden kann, ist es also angezeigt den bei Beginn der Drüsen-

entwicklung vorhandenen Muskelkörper auf seine Struktur hin zu untersuchen.

Die Zunge eines Fetus von 95 mm SSL bietet für diesen Zweck das geeignete Untersuchungsobjekt. In diesem Stadium sind die Papillae circumvallatae bereits angelegt und auch makroskopisch schon sichtbar. Die Drüsen hingegen dürfen, wenn man den Angaben der früheren Untersucher folgt, noch nicht vorhanden sein. Das vorliegende Objekt läßt tatsächlich nur Papillae circum-

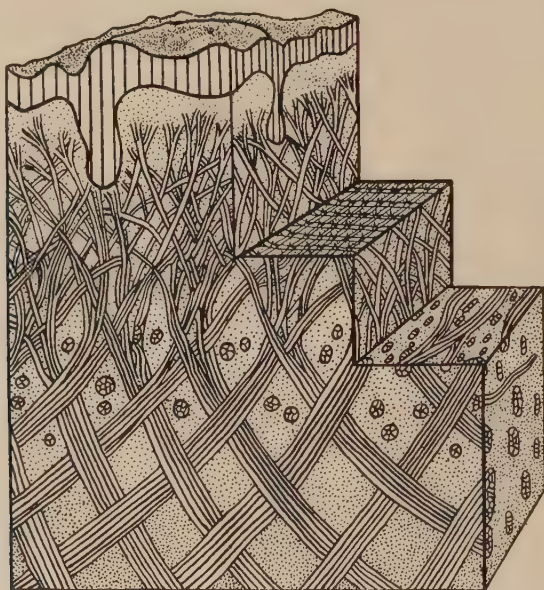


Abb. 1. Papilla circumvallata eines Fetus von 95 mm SSL und Entwicklungszustand der sie unterlagernden Gewebe. In der Mitte das Gittergefüge der Fascia linguae. Zusammengestellt nach Frontal- und Sagittalschnitten von 100  $\mu$ . Alaunkarmin, P 3/8, Obj. 10, Ok. 8.

vallatae, die nirgends Ansätze zur Drüsenbildung zeigen, erkennen. Ein Frontalschnitt, der durch die Mitte einer Papilla circumvallata führt, läßt die in das unterlagernde Bindegewebe hineinragenden epithelialen Wände der Papille erkennen. Besonders deutlich ist die Gliederung der Muskulatur erkennbar. Alle drei Hauptrichtungen, Mm. verticalis, transversus und longitudinalis, sind in ihrer vom Erwachsenen her bekannten Anordnung vorhanden. Noch bilden die einzelnen Muskeln in sich geschlossene Bündel mit ziemlich regelmäßigen Verflechtungen; das im ausgewachsenen Zustand nur schwer zu differenzierende Longitudinalsystem besteht noch aus regelmäßig sich verzweigenden

schwachen Bündeln, allerdings bereits so, daß die Insertionen nach beiden Richtungen in der Fascia linguae zu suchen sind. Alle drei Hauptrichtungen beteiligen sich am Aufbau der Fascia linguae, der hier nur so weit, wie es zum Verständnis der Entwicklungsbedingungen der Drüsen notwendig sein wird, besprochen werden soll. Im übrigen ist deswegen auf die näher darauf eingehende Untersuchung von R. Dabelow (Teil I, 1950) zu verweisen. Die Ausläufer der einzelnen Muskelfasern, hier noch durch praekollagene Fasern dargestellt, bilden, nicht wie es noch in älteren Lehrbüchern dargestellt wird, einen unentwirrbaren Filz, sondern ein

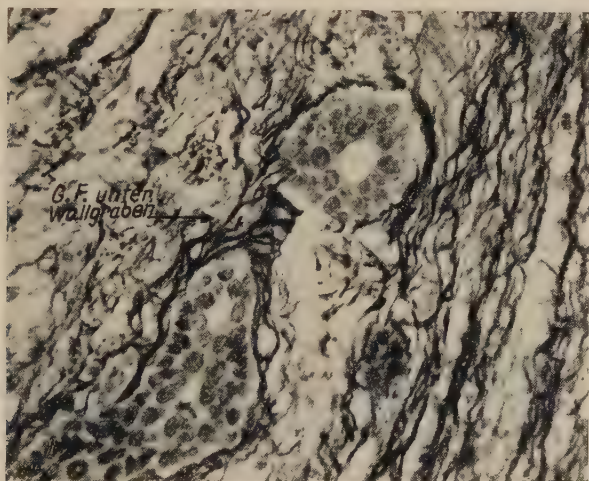


Abb. 2. Unterfläche des Wallgrabens, unter der sich kreuzende Gitter-(Präkollagen-)Fasern hin- und wegziehen. Fetus 145 mm SSL. Horizontal, 6  $\mu$ , Silberimpr., Obj. 45, Ok. 6.

äußerst sinnvoll durchkonstruiertes dreidimensionales Netzwerk mit ganz bestimmten Faserrichtungen. Die palmwedelartig sich verzweigenden Muskeln lassen ihre Ausläufer schräg gegen die Zungenoberfläche ausstrahlen, gleichzeitig gehen andere Fasern der gleichen Muskeln in mehrere untereinander zusammenhängende horizontale Netzwerke über (Abb. 1). Der makroskopische Befund wird durch mikroskopische Untersuchungen noch ergänzt, wenn man nachweisen kann, daß tatsächlich Gitter- resp. Praekollagenfasern bis unter das Grabenepithel und möglicherweise — an diesem vorbeiliegend — noch weiter unter die Zungenoberfläche reichen (Abb. 2).

Derartige Umgebungsverhältnisse findet die Drüse für ihre nun beginnende Entwicklung vor. Dabei ist es im allgemeinen gleichgültig, ob es sich um eine Drüse der *Papilla circumvallata* oder um eine der *foliata* handelt, wenngleich letztere, das sei vorweggenommen, in der Richtung des *M. transversus* vorwächst und damit eines ihrer drei Weghindernisse von vornherein ausschaltet, indem sie sich den *M. transversus* zum Leitmuskel nimmt. Die vom Zungenrücken her einwachsenden Drüsen müssen sich demgegenüber stets mit den sich überkreuzenden Muskelfasern und -bündeln dreier Richtungen auseinandersetzen.

Andererseits, und das darf nicht unberücksichtigt bleiben, ist aus der fertigen Konstruktion des Muskelkörpers heraus keineswegs anzunehmen, daß die Drüsen in ein starres Gerüst hineinwachsen müssen. Auch die Muskeln befinden sich noch immer in der Entwicklung, sie lassen zudem zwischen sich noch reichlich Raum frei, der dem Wachstum der Drüsen genügende Möglichkeiten zur Entfaltung läßt. Und selbstverständlich hat auch das Bindegewebe seine Differenzierung noch nicht beendet; die Mesenchymmassen werden erst allmählich und mit zunehmendem Wachstum den definitiven Geweben Platz machen.

In der Folgezeit entwickelt sich nun jede Drüsenart in ihrer typischen Form aus dem Epithel der Zungenoberfläche. Auf die entwicklungsgeschichtlichen Befunde einzugehen erübrigt sich; das allbekannte Schema von Gräberg (1898) von der Anlage der v. Ebnerschen Drüsen der *Papilla circumvallata* besagt bereits genug. Für die Zwecke dieser Untersuchung wurden zunächst ein etwa 4½ Monate alter Fetus und ein etwa gleichaltriger von 165 mm SSL als besonders geeignet gefunden. Seröse wie mucöse Drüsen befinden sich auf etwa gleicher Entwicklungsstufe; sie haben die Muskulatur erreicht und sind zum Teil schon in sie hineingewachsen. Es fragt sich nun, wie sich die Drüse ihren späteren Platz in der Muskulatur erobert und wie sie überhaupt erst einmal dorthin gelangt. Die Beantwortung einer solchen Fragestellung wäre bereits aus der Kenntnis der vorhandenen Strukturen, wie sie bei der noch drüsenlosen Zunge beschrieben wurden, heraus möglich. Allein, eine solche Betrachtungsweise würde dem objektiven Geschehen untreu und damit spekulativ werden. Denn die nunmehr in ihr spezifisches Lager hineinwachsende Drüse wird ihrer Gestalt nach nicht nur das Produkt der Einwirkungsmöglichkeiten ihrer Umgebung sein, sondern sie bringt



selbst Entwicklungspotentiale mit, die, wären sie nicht vorhanden, das als Entfaltung zu bezeichnende Werden ihrer Form überhaupt unmöglich machen würden. Bevor hierauf aber näher eingegangen werden kann, sollen zunächst die verschiedenen Entwicklungsstadien beschrieben werden.

Aus den Abbildungen zu den früheren Entwicklungsstadien ist ersichtlich, daß alle Drüsen bestrebt sind, sich zuerst durch

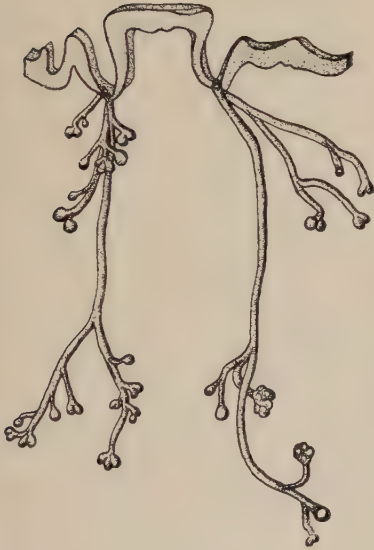


Abb. 3. Drüsenbaum einer Pap. circumvall. (serös). Auffallendes Längenwachstum mit langen fast unverzweigten Schläuchen. Fetus 4 $\frac{1}{2}$  Mon. Zusammengestellt aus 3 jeweils 150  $\mu$  dicken Schnitten. Alaunkarmin, Binok. 40/20.



Abb. 4. Seitlich abgeleiteter Zweig desselben Drüsenbaumes. Deutliche Anlehnung an „Leitmuskeln“. P 5/5, Obj. 30, Ok. 5.

rasches Längenwachstum die Tiefe der Muskulatur zu erschließen. Die ursprünglich dichotome Verzweigungsform von Drüsen, die, sieht man einmal zu den Verhältnissen in der Botanik hinüber, eine primäre Wuchsform darstellt, ist auch bei den Drüsen der Zunge angelegt, aber sie kommt eigentlich kaum zur Geltung. Nach wenigen Teilungen des vorwachsenden Sprosses beginnt ein intensives Längenwachstum. Dabei machen sich immer wieder längere Abschnitte bemerkbar, an denen überhaupt keine Verzweigung des Gangsystems erkennbar ist. Erst dort, wo die Drüse

ihr definitives Lager erreicht, beginnt die Verzweigung wieder einzusetzen (Abb. 3). Ein Sproß aus einer der abgebildeten Drüsen ist noch einmal gesondert in Abb. 4 dargestellt. Es handelt sich hierbei um einen vor dem Eintritt in die Muskulatur aus der Hauptachse der Drüse hervorgegangenen Seitenzweig, der bereits selbständig seinen Leitmuskel gefunden hat. Das „Finden“ eines solchen Leitmuskels ist nun durchaus nicht als etwas Zufälliges anzusehen. Wie oben beschrieben wurde, sind die sehnigen und bindegewebigen Ausläufer der Muskeln bis unter das Epithel zu verfolgen. Eine sich auf die Muskulatur vorschiebende Drüse muß sich also ganz zwangsläufig an die Seite eines Muskels anlegen, wenn sie in die Tiefe wachsen will. Die der Drüse innewohnende Teilungsfähigkeit bewirkt von Fall zu Fall eine Knospenbildung, die eigenartigerweise meist dort auftritt, wo ein Sproß mehr oder weniger senkrecht auf ein Muskelbündel zuwächst. Es dürfte einleuchtend sein, daß die Wachstumspotenz der Drüse in Verbindung mit dem unnachgiebigen Hindernis eines Muskels den äußeren Anlaß für eine Teilung darstellt, demgegenüber die Teilungsbereitschaft der Drüse, die — damit dürfte man nach den Untersuchungen M. Heidenhains (1921) kaum fehlgehen — ein histologisches Faktum darstellt, ein jederzeit vorhandener ursächlicher Faktor ist. — Der Entwicklungszustand der mucösen Drüsen, bezogen auf ihre Wachstumsform und -richtung, ist in diesem Stadium nicht verschieden von dem der serösen.

Zieht man Vergleiche zu den Drüsen der *Papilla foliata*, so sind keine wesentlichen Unterschiede feststellbar. Nur eines fällt an ihnen auf und soll daher einer näheren Betrachtung und Deutung unterzogen werden: die den übrigen Drüsen auffällig stark vorlaufende Entwicklung und Entfaltung. Wie oben schon angedeutet, findet die im Bereich der *Papilla foliata* sich entwickelnde Drüse zwar die gleichen Muskeln vor, aber der Winkel, in welchem der *M. transversus* zur *Papilla foliata* steht, ist so günstig, daß die sich dort entwickelnde Drüse diesen Muskel ohne weiteres sofort als Leitmuskel in Anspruch nehmen kann, ohne erst den geeigneten Muskel „finden“ zu müssen, um sich wegen der dauernd wechselnden Bedingungen dann binnen kurzem doch wieder an einen anderen anzuschließen. So gelangen diese Drüsen rascher in größere Tiefen, wo sie sich auch eher ausbreiten können. Daß selbstverständlich auch oberflächennahe Drüsen zurückbleiben, sei

der Vollständigkeit halber erwähnt. Jedenfalls läßt aber die Gegenüberstellung der einen sich „mühsam“ entwickelnden Drüse und der anderen, die erleichterte Bedingungen vorfindet, darauf schließen, daß hier bestimmte Wachstumsstrukturen vorliegen, um so mehr, als immer wieder die gleichen Befunde erhoben werden können.

Bei dieser Gelegenheit muß auch den mucösen Drüsen des Zungengrundes ein Wort gewidmet werden. Sie sind im allgemeinen von denen in der Geschmacksregion nicht sicher abzugrenzen. Aber auch diese beiden Arten, mucöse Drüsen des Zungengrundes und Webersche Drüsen der Geschmacksregion, haben jeweils ihre besondere Wuchsform. Während die Weberschen Drüsen einen den serösen Drüsen analogen Entwicklungsverlauf durchmachen, finden die Drüsen des Zungengrundes offenbar so weitgehend veränderte Bedingungen vor, daß dadurch ihre Form in einem sich auf ihr Ausbreitungsgebiet beziehenden Sinne beeinflusst wird. Vergegenwärtigt man sich die Architektur der Muskeln des Zungengrundes, so fällt sofort die oberflächliche Längsmuskellage auf, die ein ziemliches Hindernis für die vorwachsenden Drüsenschläuche darstellen muß, da sie quer zur Wachstumsrichtung der Drüsen liegt und ihnen damit gewissermaßen den Weg verlegt. In Wirklichkeit ist es auch so, daß die zunächst tiefenwärts gerichtete Ausdehnung der Drüsen diese Barriere nicht überschreiten kann. Infolgedessen beginnen die Drüsen, deren Wachstumspotenz noch nicht erschöpft ist, in eine andere Richtung, meist die des Muskels, und zwar nach beiden Seiten, sich einzustellen und schließlich auch wieder in Richtung auf die Oberfläche zu wachsen. Freilich gelingt es einzelnen Sprossen, einen schwachen Punkt in der Muskelschranke zu finden, dort hindurchzutreten und dann von sich aus eine tiefe Schicht von Zungengrunddrüsen zu bilden. Ähnliche Muskelschranken kommen auch, jedoch weit seltener, im Bereich der Weberschen Drüsen zur Wirkung; sie werden dort nochmals erwähnt werden.

Die immer tiefer fortschreitende Ausbreitung der zum Geschmackssinnesapparat gehörigen Drüsen führt nun schließlich in Muskelverflechtungen hinein, die eine weitere Durchsetzung mit Drüsenschläuchen auf die bisher übliche Art und Weise nicht mehr zulassen. Schon etwa im 6. Embryonalmonat machen sich Erscheinungen bemerkbar, die unmißverständlich darauf hinweisen. Objektiv wird erstens das Muskelgefüge dichter und zweitens die

Teilungstendenz der Drüsenschläuche lebhafter (Abb. 5). Die Derivate des Stammsprosses, die immer häufiger von ihm abzweigen, infiltrieren nun ihrerseits mit ihrem ausgesprochenen Längenwachstum die Umgebung. Auch sie bedienen sich wieder der



Abb. 5. Seröse Drüse der Pap. circumvall. im 6. Fetalmonat. Nach fast unverzweigtem Längenwachstum in tieferen Muskellagen beginnende lebhaftere Teilungstendenz. Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 10, Ok. 8.

Leitmuskeln, an denen entlang sie durch alle Muskellücken hindurchzuwachsen versuchen. Diese Infiltration durch sekundäre Schläuche nimmt in der Folgezeit große Räume in Besitz; auffallend ist dabei, daß das Längenwachstum nach allen Richtungen, auch gegen die Oberfläche hin, stattfindet. Diese Entwicklung dauert etwa bis zum 7. bis 8. Embryonalmonat, dann gebietet das Muskelgefüge dem Wachstum der Schläuche endgültig absoluten Einhalt und zwingt die Drüse zu anderen Formen der Entfaltung. Damit wird die Breitenausdehnung eingeleitet. An Schnitten aus diesem Alter läßt sich recht gut erkennen, wie die Enden der Schläuche beginnen, expansiv zu „arbeiten“; der Ausdruck „arbeiten“ deutet schon an, daß die zwischen die Muskeln eingefügten Schläuche mit ihren verdickten Enden eine Ausweitung durch aktives Auseinanderdrängen der Muskeln anstreben. Die Abb. 6 zeigt den Beginn dieser Expansion.

Inzwischen haben auch die Weberschen Drüsen ihr Tiefenwachstum eingestellt. Schon beim etwa 5 Monate alten Fetus wird sichtbar, daß auch sie ihren Entfaltungsmechanismus umstellen müssen. Eine Verschiedenheit gegenüber den serösen Drüsen bestand bis dahin lediglich im zeitlichen Ablauf der Geschehnisse, indem die mucösen Drüsen sich vorher anlegten und der Entwicklung jener immer etwas voraus waren. Da sie somit auch früher in die tieferen Muskelschichten eindringen können, erreichen sie



diese in einem weniger ausdifferenzierten Zustande. Daraus mag sich auch erklären, daß die serösen Drüsen später von mucösen Drüsen unterlagert sind.

»Da die Drüsenschläuche nunmehr den Platz im dichter gefügten Teil des Muskelkörpers eingenommen haben, an dem sie zu definitiven Drüsen werden sollen, erhebt sich die Frage, wie diese Diffe-



Abb. 6. Seröse Drüse am Ende des 7. Fetalmonats. Beginn der Expansion der Schlauchenden.  
Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 5.

renzung sich zum umgebenden Gewebe verhalten wird und wie es überhaupt erst einmal zur Ausbildung der endgültigen Gestalt kommt. Nach der vorhergehenden Schilderung des Tiefenwachstums und der seitlichen Infiltration kann man meinen, daß die Drüsen Organe mit allerorts gleicher Entwicklungsstufe wären; dem ist aber in Wirklichkeit nicht so. Denn erstens hat die Drüse Seitenzweige hervorgebracht, die ihr Wachstum verlangsamen oder einstellen, zweitens hat sich hier und da vielleicht noch eine neue Drüse entwickelt. Nur so ist zu erklären, daß sich auch bei

ziemlich ausdifferenzierten Zungen, und als eine solche kann die eines 7 Monate alten Fetus wohl bezeichnet werden — zumal wenn es sich um oberflächennahe Gewebe handelt —, immer wieder Drüsen finden, die viel früheren Stufen zugerechnet werden müssen. Derartige Bildungen gehören hauptsächlich in die Gruppe der mucösen Drüsen, weshalb eine solche dargestellt sei (Abb. 7). Hier handelt es sich um eine Webersche Drüse im Bereich der Papillae circumvallatae, sie erreicht soeben die Muskelgrenze. Es ist in diesem Fall wohl kaum eine im Wachstum bisher gehemmte



Abb. 7. Mucöse Drüse aus der Gegend der Wallpapillen. Spät angelegte Drüse unter dem verstärkten Einfluß der Umgebung. Fetus 7 Mon. Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 10

Drüse, da ihre Windung durch den Engpaß zwischen zwei Blutgefäßen hindurch darauf hinweist, daß diese vor der Drüse schon dort waren, daß also die Drüse sich den Weg hat suchen müssen. Sie wurde dabei wieder durch Bindegewebsfibrillen, deren Anordnung nur aus der Lage der Blutgefäße heraus verständlich ist, geleitet. Bei ihrem Eintritt in die Muskulatur beginnt die Drüse sofort wieder, sich zu verzweigen; sie wird aber nicht tiefer in die Muskulatur eindringen können und so nur eine kleine, oberflächlich verbleibende Drüse werden. Vielleicht wird sie nicht einmal die Größe der in Abb. 8 gezeigten mucösen Drüse vom Zungenrand, die auch keine Gelegenheit mehr hatte, in die Muskulatur einzudringen, obwohl sie früher angelegt wurde, erreichen. Diese ist

von vornherein in eine zum Muskelkörper tangentielle Richtung geleitet worden. — Ähnliche Erscheinungen bieten gelegentlich auch seröse Drüsen. Die Frage, ob es sich bei solchen Formen um Neubildungen oder um latente Sprosse handelt, ist immer schwer zu beantworten. Beide Arten sind erfahrungsgemäß möglich und wohl auch hier vorhanden. Eine Erklärung findet man immerhin in der Tatsache, daß die Entwicklung sämtlicher Abschnitte einer



Abb. 8. Mucöse Drüse am Zungenrand. Typische Form einer aus ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung abgelenkten Drüse. Fetus 7 Mon. Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 8.

Drüse durchaus nicht synchron verläuft, daß aber Neubildungen sich oft durch Lage und Gestalt als solche offenbaren. Die weitere Entwicklung der Drüsen geht zukünftig nun sehr gleichmäßig langsam vor sich. Jede Drüsenart beschreitet dabei ihre eigenen Wege.

Die einfache Dehnung des blinden Schlauchendes, der durch die Muskulatur verhältnismäßig enge Grenzen gesetzt sind, kann nur eine ganz geringe Vergrößerung der inneren Oberfläche des sezernierenden Epithels bewirken; auf eine solche muß es ja aber



gerade bei den serösen Drüsen wegen der von ihnen zu leistenden physiologischen Funktion ankommen. Daher beginnt nunmehr die Ausbildung kleiner terminaler Schläuche, der Tubuli. Und indem die Drüse ihre Weiterdifferenzierung in dieser Form immer weiter vorantreibt, vermag sie auch nochmals Raum zu gewinnen. Die Feinheit der kleinen Drüsenschläuche gestattet im Verlaufe



Abb. 9. Seröse Drüse der Pap. circumvall. beim Neugeborenen, 1 Tag alt. An den Schlauchenden Ausbildung der Tubuli, die Läppchen zusammensetzen. Beginnende Einwirkungsmöglichkeit der Drüse gegen die Muskulatur. Alaunkarmin, frontal, 120  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 8.

einer nun einsetzenden längeren Entwicklungsperiode, die noch weit in das Kindesalter hineinreicht, eine erneute Infiltration des Muskelgefüges mit Drüsengewebe. Auch die kleinsten Muskelinterstitien können auf diese Weise durchsetzt werden. Die Abbildungen 9 und 10 zeigen zwei frühere Stadien dieses Geschehens. die Abb. 11 schließlich läßt die kleinen Drüsen als Komplexe, die organisch in die Muskulatur eingefügt sind, erkennen. Der in Abb. 11 gezeigte Endzustand der Entwicklung wurde bei einem 14 Monate alten Kinde gefunden. Die Ausbildung der definitiven



Form der Drüse vollzieht sich also in einer relativ langen Zeitspanne. Wie es eigentlich zu dieser Formgestaltung kommt, soll im Anschluß an die jetzt erst noch zu besprechenden mucösen Drüsen und vergleichend mit diesen besprochen werden, weil nur dann die Wechselwirkungen zwischen Drüsen und Muskeln verständlich werden.



Abb. 10. Seröse Drüse beim Säugling, 25 Tage alt. Auseinanderschieben der Muskulatur. Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 62, Ok. 5.

Nach Einstellung des Tiefenwachstums sehen sich die mucösen Drüsen vor die gleichen Probleme gestellt wie die serösen, wie nämlich weiterer Raum erschlossen werden soll. Wichtig ist die Kenntnis der Form der Drüsenschläuche; denn obwohl auch hier die innere Oberflächenvergrößerung durch die Ausbildung der Tubuli bewirkt wird, so sind die mucösen Tubuli den serösen gegenüber unverhältnismäßig viel dicker, kugelig, räumlich gesehen kürzer gestielt zusammengedrängt. Die mucöse Drüse bildet also einen einigermaßen kompakten Körper gegenüber dem lockeren Bau der serösen (Abb. 12).

Bei beiden Drüsenarten entstehen die gezeigten Formen von gewissermaßen als Läppchen zu bezeichnenden Gebilden aus durch fortwährende Teilungen auf engstem Raum. Es liegen hier teilungsfähige Drüseneinheiten oder Adenomeren vor, mithin Organe embryonalen Charakters, der auch beim geborenen Individuum fortbesteht, was hinlänglich durch die Weiterdifferenzierung be-



Ab. 11. Ausgewachsene seröse Drüse beim Kind, 14 Mon. alt. Die Durchwachsung sämtlicher Muskelspalten hat die eigenartig bizarre Form der Komplexe hervorgebracht. Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 10, Ok. 8.

wiesen wird. Was die Formgestaltung anbetrifft, so resultiert diese aus der Größe der einzelnen Sprosse einer Adenomere und der ihnen innewohnenden Expansionskraft in Verbindung mit der Eigenschaft, mehr längliche — bei serösen Drüsen — oder rundliche Sprosse — bei mucösen — entstehen zu lassen und schließlich aus dem Negativfaktor der eine Form bietenden Muskulatur. Im einzelnen ist dazu zu sagen, daß die serösen Drüsen mit ihren schlanken feinen Sproßbildungen in der Lage sein werden, viel voll-

ständiger zwischen die noch vorhandenen Muskellücken, die man sich nicht als Spalt, sondern als Räume vorzustellen hat, einzudringen, als dies den an sich schon gröberen und enger zusammenhängenden Sprossen der mucösen Drüsen möglich sein wird, daß aber andererseits die Expansionskraft der kompakteren mucösen Drüsenkomplexe größer ist als die der serösen Einzelsprosse. Je



Abb. 12. Mucöse Drüse aus dem Bereich der Wallpapillen beim Kind, 25 Tage alt. Große rundlich-kugelige Tubuli, kurze Verzweigung, daher kompakte Drüse mit großer Fähigkeit zur Auseinanderdrängung der Muskulatur. Alaunkarmin, frontal, 150  $\mu$ , P. Obj. 10, Ok. 12.

nachdem wird die Muskulatur also auseinandergedrängt oder in ihren Lücken mit Drüsengewebe erfüllt werden.

Hiermit wird ein Anknüpfungspunkt an das schon vorher angeschnittene Problem der Wechselwirkung zwischen Entwicklungspotential und Umgebungsverhältnissen (S. 84 ff.) gewonnen. Gleichzeitig bietet sich jetzt, da der Entfaltungsmechanismus offenbar geworden ist, eine Möglichkeit zum Vergleich mit anderen Drüsen, wobei auf die eingangs schon erwähnten Arbeiten A. D a b e l o w s zurückgegriffen werden wird.



Die Umgebungsverhältnisse wirken ein durch die leitende Funktion der Ausläufer der Muskelfasern und der in sie eingreifenden Bindegewebsysteme sowie durch die Muskelfasern und -bündel selbst, letztere schließlich als Schranke. Dazu kommt die Passivfunktion des einmal vorhandenen Muskelgefüges. Diese Verhältnisse stellen aber nur einen Spezialfall dar; bei anderen Drüsen können es verschiedene Bindegewebe, Fettgewebe, glatte Muskulatur, ja selbst auch festere Gewebe, wie Knorpel sein; und um auch den primitivsten Fall noch zu erwähnen, so kann sich ein nach den Teilungsgesetzen entwickelndes Organ — oder ein ganzes Individuum — auch in der atmosphärischen Umgebung entfalten, wie es manchen Pflanzen nach der hier vorliegenden Teilungsform möglich ist, z. B. *Dictyota dichotoma*, *Riccia fluitans* u. a.

Dagegen besteht das dem teilungsfähigen Organ innewohnende Entwicklungspotential als grundsätzlich allgemeine Eigenschaft. Geht man von den Teilungsgesetzen M. Heidenhains aus, nach denen die symmetrische Teilung der Adenomeren die ursprüngliche ist, so muß man von vornherein daran denken, daß eine derartige Wuchsform sehr bald zu einem riesigen, aber auch sehr lockeren Organ führen muß. Es ist möglich, daß in solchem Falle die gegebene Funktion der Zunge nicht mehr möglich wäre. So aber kann die Modifikation der Drüsenentwicklung wohl kaum erklärt werden. Die gestaltenden Faktoren sind nur die leitenden oder die hindernden Elemente der Umgebung. Sie veranlassen die wachsende Drüse zur Modifikation ihrer Verzweigungsart in Richtung auf das Prinzip des Sympodiums auf dichotomer Grundlage, wie es in der Botanik allgemein bekannt ist und von A. D a b e l o w auch auf die von ihm untersuchten Drüsen bezogen wurde. Diese Verzweigungsform besteht in dichotomen Teilungen, deren Derivate sich verschieden stark entwickeln, indem durch Rektifikation des einen Teilungsproduktes die Symmetrie aufgehoben und der stärkere Zweig, meistens der rektifizierte, zum Sympodium wird, während der andere Zweig entwicklungsmäßig zurückbleibt und über seine Seitwärtsverschiebung hinaus vielleicht auch noch in einen ihm nach der symmetrischen Teilung nicht zukommenden Stellungswinkel gegenüber dem nunmehrigen Hauptsproß abgedrängt wird. Aber nur so kann das Wachstum der Drüse ein sich in die Struktur der Muskeln organisches einfügendes werden.

Für die Vermehrung der Drüsensubstanz gibt es noch eine weitere Möglichkeit der Bildung von Adenomeren: Akzessorische oder Adventiv-



knospen, die sich an irgendeiner Stelle des Gangsystemes entwickeln. Im Rahmen dieser Betrachtung ist es gleichgültig, ob man ursprüngliche Gangsprossungen oder Adventivsprossen auf ihre Beziehungen zur Umgebung hin untersucht. Eine solche Neubildung hat aber eben immer mit einem differenzierteren Umgebungsgefüge zu rechnen als die eigentliche, ursprüngliche Drüse.

Vergleiche mit den Entwicklungsverhältnissen anderer Drüsen lehren, daß sich die geschilderten Abläufe und Beziehungen nur als Spezialfall innerhalb immer wiederkehrender, nur systemartig zu erfassender Entwicklungsvorgänge verstehen lassen. Auch Parotis, Submandibularis und Milchdrüse haben jeweils ihre besondere Entwicklungs- und Entfaltungsform. Die Parotis wird von einem ihr stetig voraus-eilenden Gefäßsystem begleitet, das durch die Ausbildung eines Mesenchym-lagers (Gefäßmesenchym) bestmögliche Entwicklungsbedingungen schafft. Bei der Submandibularis hingegen findet eine frühzeitige bindegewebige Abkapselung statt, wodurch der Drüse von vornherein eine Ausbreitungsschranke entgeggestellt wird und sie gezwungen ist, einen dichtgedrängten Drüsenbaum zu bilden. Die Milchdrüse schließlich entwickelt sich in mehreren Phasen innerhalb von Jahrzehnten von der Embryonal- und Postembryonalentwicklung über Pubertäts- und Graviditätsentfaltung bis zum laktationsfähigen Zustand, um danach einer postlaktanten und nach Beginn des geschlechtsphysiologischen Seniums letzten Endes der senilen Involution anheimzufallen. Dabei kommt es zu verschiedenen Umbauvorgängen in den bis dahin die Milchdrüsenregion einnehmenden Geweben, als die Binde- und Fettgewebe in Frage kommen; die Milchdrüse der Nager bildet sich etwas einfacher aus, auf Einzelheiten kann hier aber nicht näher eingegangen werden und es wird dieserhalb auf die ausführlichen Darstellungen A. Dabelows verwiesen.

Gemeinsam aber haben alle diese Drüsen, daß sie zum umgebenden Gewebe Beziehungen in dieser oder jener Form finden, daß sie einerseits gestaltend an der Ausbildung ihrer Umgebung teilhaben und andererseits auch wieder Einwirkungen von dort aus unterliegen, die sich in ihrer eigenen Gestalt widerspiegeln.

Die große Rolle, die die Muskulatur für die Gestaltung der Zungendrüsen spielt, mußte die Betrachtung des Bindegewebes zunächst zurücktreten lassen. Würde jedoch das Bindegewebe nicht auch seine Würdigung im Rahmen dieser Betrachtung finden, so könnte man in dem Verhältnis der Drüsen zu den Muskeln wohl kaum ein funktionelles System sehen. Um so mehr, als eine eigentliche Berührung zwischen beiden ja gar nicht stattfindet, sondern beide erst durch das Bindegewebe „verbunden“, zueinander in Beziehung gesetzt werden. Histologische Unter-

suchungen allein haben nicht so recht eine Erkennung der im Bindegewebe tatsächlich vorhandenen Strukturen möglich machen können. So kommt es, daß einerseits immer nur von interstitiellem Bindegewebe, andererseits von histologischen Sonderformen des Bindegewebes an sich die Rede war.

Bevor das eigentliche Untersuchungsobjekt erörtert werden kann, einige allgemeine Feststellungen. Durch die Untersuchung von Feneis „Über Anordnung und Bedeutung des Bindegewebes für die Mechanik der Skelettmuskulatur“ (1935) ist die elementare Notwendigkeit des Vorhandenseins sinnvoll strukturierten Bindegewebes für die Funktionsfähigkeit der Skelettmuskulatur nachgewiesen worden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß bei der Bewegung der Skelettmuskeln durch Längs- oder Flächenverschiebungen innerhalb einzelner Muskeln oder zwischen mehreren große Reibungswiderstände sich bemerkbar machen würden, wenn nicht Bindegewebe zwischen die Reibungsflächen eingeschaltet wäre. Ein strukturloses Bindegewebe würde nun allerdings ebensowenig dafür ausreichen, vielmehr die Verhältnisse ganz beim alten belassen. Zudem erhebt sich die Frage, was aus den in die Muskeln eingebauten Organen, Blut- und Lymphgefäßen und Nerven, würde; sie müßten doch einer beständigen Quetschung und Zerrung ausgesetzt sein. Der Einbau einer vermittelnden Struktur ist also nicht mehr und nicht weniger als eine *conditio sine qua non*! — Nach Feneis bildet das Bindegewebe innerhalb der Muskeln und um sie herum mehrere untereinander zusammenhängende Strukturen, die eine maximale Aktion bei vollkommener Ausschaltung funktionsbehindernder Reibungsmöglichkeiten gestatten. Feneis Beobachtungen erstreckten sich auf große Skelettmuskeln, denen gegenüber die Zunge in mancher Hinsicht Veränderungen erwarten läßt. Die Prinzipien bleiben aber die gleichen, und man geht daher wohl nicht fehl, die von ihm geprägten Begriffe der Membran und der Verbindungs- respektive Aufhängefasern für die Bindegewebsverhältnisse im Raum zwischen Drüsen und Muskeln zu übernehmen.

Bekanntlich besitzen die Zungendrüsen keine eigene Bindegewebskapsel, wie sie beispielsweise bei der Submandibularis so schön ausgebildet ist. Da die Drüsen nicht beziehungslos in der Muskulatur eingelagert sein können und ein strukturloses Bindegewebe nichts nützt, hat sich hier ein äußerst sinnreich durch-

konstruiertes Bindegewebssystem — in dem von Feneis beschriebenen Sinne — ausgebildet; dargestellt wird es im wesentlichen durch die neutralen Verbindungsfasern, was auch größenordnungsmäßig dem inneren System des Skelettmuskels entspricht. Da aber die neutralen Verbindungsfasern für die Herstellung der Verschieblichkeit der Muskeln gegen die Drüsen offenbar nicht immer ausreichen, werden dort, wo es nötig ist, auch noch Membranen gebildet. Der Nachweis ihres Vorhandenseins stößt leicht auf Schwierigkeiten, denn an gewöhnlichen dicken

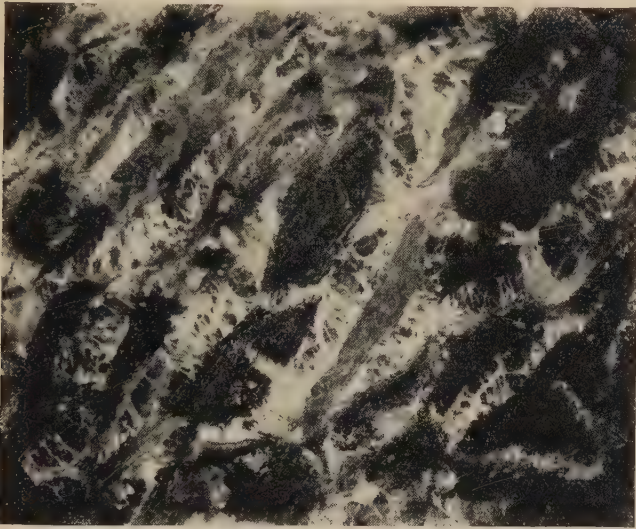


Abb. 13. Bindegewebsstrukturen zwischen einer v. Ebnerschen Drüse und der umgebenden Muskulatur. Schrumpfungs-Trockenpräparat aus der Zunge eines 4 Mon. alten Kindes. Alaunkarmin, sagittal, 90  $\mu$ . Aufnahme im auffallenden Licht mit Leitz-Panphot-Ultropak, Obj. 11, Ok. 6.

Schnitten kann man sie nicht sehen; nur glasartig aussehende feine Ringe um Drüsenschläuche oder Sproßenden herum lassen die Vermutung einer Membran allein nicht zu. Hier hilft nur noch die Trockenpräparatmethode weiter. Die durch Eintrocknen bewirkte Schrumpfung läßt die Struktur des Bindegewebes zutage treten (Abb. 13). Aus diesem Präparat und durch Vergleiche mit anderen kann die Struktur einigermaßen mit Sicherheit ermittelt werden (Schema Abb. 14). Dabei darf niemals vergessen werden, in welcher Dimension man sich befindet. Der histologische Nachweis ist schwer, wenn nicht vielleicht unmöglich. So lassen sich bestimmte Fragen, die schon Feneis insbesondere wegen der

Faser-Membran-Verbindung aufgeworfen hat, nur schwer beantworten. Feine Bindegewebsfasern entspringen verzweigt rings herum vom Drüsenschlauch aus dessen äußerer Hülle, also der Basalmembran — die selbst, nach Flint (1902), „ein feines Netzwerk von sich durchkreuzenden kollagenen Fibrillen“ darstellt — und streben zu einer Verbindung mit den Organen der Umgebung, also anderen Drüsenteilen oder Muskeln. Je nach dem Orte ihrer Insertion kann man sie nach Aufhängefasern oder Verbindungsfasern unterscheiden; ein Unterschied besteht sonst aber nicht. Wo einfache Verbindungsfasern nicht ausreichen, kommt es zur Ein-

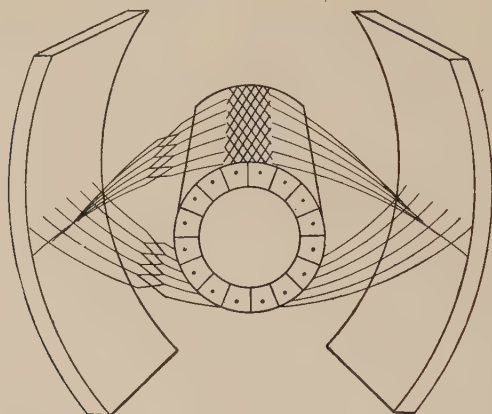


Abb. 14. Schema der Bindegewebsverspannung einer Drüse. Zwischen Drüsenschlauch und Muskeln — ebenso zwischen verschiedenen Drüsen — befinden sich Bindegewebskonstruktionen. Rechts im Bild einfache Form der Verspannung, links mit sog. „Membran“ (Faserverzweigung). Die die „Membran“ bildenden Faserverzweigungen liegen in den drei Ebenen des Raumes, aus didaktischen Gründen sind hier nur zwei Ebenen eingezeichnet worden. Die Fasern („Verbindungs- bzw. Aufhängefasern“) gehen aus vom Gitterfasernetz der Drüse und endigen an dem der Muskeln. Die Verhältnisse sind bei sezernierenden Endstücken die gleichen wie am Gangsystem. Zusammen- gestellt nach Beobachtungen an Schrumpfungspräparatserien.

schaltung einer Membran in die Ebene der Fasern. Diese hat man sich nicht als eine einschichtige Wand, sondern als ein räumliches Gefüge vorzustellen, indem sich die Verbindungsfasern verzweigen und miteinander wieder Verbindungen eingehen, danach dann als solche, wie sie auf die „Membran“ zuliefen, auch von ihr wieder fortstreben. Die Verzweigung findet in allen drei Dimensionen des Raumes statt, wobei Kreuzungen entstehen müssen. Daß es sich um tatsächliche Kreuzungen und nicht um gewebeartige Durchflechtungen handelt, hat Feneis für die von ihm beschriebenen Membranen betont; dasselbe dürfte hier in kleineren Dimensionen



auch der Fall sein. Die Verbindung zu den umgebenden Organen erfolgt durch Übergang der Fasern in die Basalmembran anderer Drüsenteile oder das Fibrillengitter (Maschengitter) der Muskeln.

Es fragt sich nun, welche Konsequenzen sich aus dieser Struktur für die Organe ergeben. Der Reibungsweg zwischen Drüse und Muskel wird verkürzt oder bei der geringen Größe der Teile praktisch gleich Null werden. Dort, wo komplizierte Muskelkreuzungen auftreten, wird das verhältnismäßig einfache System der Verbindungsfasern nicht immer ausreichen, die Ruhigstellung der Drüse zu sichern. Es wird daher die besprochene Membran eingeschaltet, die eine nochmalige Reibungswegverkürzung bewirkt. Wichtig ist die Vorstellung von der Membran als räumliches Gefüge, als es ja nicht möglich ist, aus Kreuzungen von Fasern eine geometrische Ebene entstehen zu lassen, daß andererseits nur ein in sich strukturiertes Gefüge in der Lage ist, in sich selbst Verschiebungen zu ermöglichen. Und aus diesen Verschiebungen ergibt sich für die Abkürzung der Reibungswege der Umstand, daß sie nochmals dividiert werden. Die Wirkungsbreite läßt sich nicht ermessen, da man nicht wissen kann, wieviel geometrische Ebenen wirksam werden können. Dieser Mechanismus, der etwa dem einer vervielfachten, dreidimensionalen Nürnberger Schere gleichkommen möchte, wäre nicht möglich, wenn eine starre Membran an Stelle des Membrangefüges vorhanden wäre oder wenn nicht überhaupt Kreuzungen und Verzweigungen, sondern Durchflechtungen (bei denen dann gar keine gemeinsame Ebene festzustellen wäre) stattfänden. Die Aufgabe des Bindegewebes ist damit noch nicht erfüllt. Ihrem histologischen Charakter nach stellt die Membran ein seröses Häutchen mikroskopischer Größenordnung dar, sie besitzt demnach auch die Fähigkeit zu einer — selbstverständlich eng begrenzten — Sekretion. Die den Verschiebungen ausgesetzten Teile werden ständig durch die Gewebsflüssigkeit feucht erhalten, wodurch eine physikalische Herabsetzung des Reibungswiderstandes zur mechanischen Reibungswegverkürzung hinzukommt.

Die Beziehungen zwischen Bindegewebe und Drüsen im Blickfeld nur eines kleinen Sektors sind damit erklärt. Betrachtet man aber die Verhältnisse von der Drüse aus nach allen Seiten hin und findet überall die gleiche Anordnung, so kann man etwa feststellen, daß das Aufhängesystem der Drüse dem Prinzip der kardischen Aufhängung nahe steht, d. h. daß die Drüse im Gleichgewicht verharret, wenn Muskelkontraktionen stattfinden. Eine Be-

einflussung der Drüsensekretion auf mechanischem Wege, im Sinne einer Kompression, ist dadurch gleichzeitig ausgeschlossen. — Des weiteren ergibt sich aus dieser Struktur, daß die großen wachsenden Sprosse sich bei ihrem Auftreffen auf senkrecht zu ihrer Ausbreitungsrichtung verlaufende Muskeln nicht vor das Problem der Verankerung an in verschiedener Richtung angeordneten Muskeln gestellt sehen. Wenn die Membran in die Verbindungsfasern eingeschaltet ist, so können die, von der Drüse aus

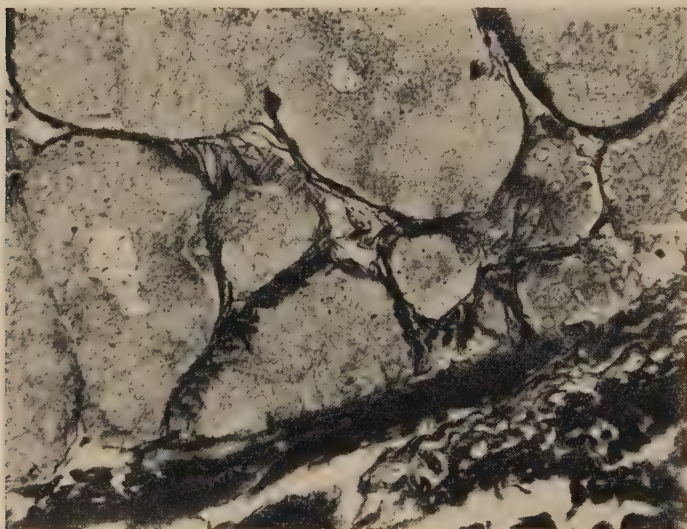


Abb. 15. Gitterfasern innerhalb einzelner Drüsenteile und auf diesen selbst, stellenweise auch von der Muskulatur übertretend. Mucöse Drüse, Kind, 19 Tage alt, horizontal, 6  $\mu$ , Silberimpr., Obj. 45, Ok. 6.

gesehen, distalen Faserenden jeweils so inserieren, daß dadurch die günstigsten Möglichkeiten ausgeschöpft werden und im übrigen die Integrität der Drüse selbst keine Einbuße erleidet. — Der histologische Charakter der Membran schafft für die Drüse älterer Entwicklungsstadien immer noch Verhältnisse, die bei einem nackten Vorwachsen der Schläuche gar nicht gegeben sein könnten; denn mit zunehmendem Alter wird der Bestand an mesenchymalen Geweben immer geringer, um den adulten Geweben Platz zu machen. Seröse Häute, und als solche in mikroskopischer Größe soll namentlich die Membran angesehen werden, besitzen aber mesenchymale Elemente, die den Gewebenachschub für das

Bindegewebe unterhalten und damit der Drüse ihre definitive Ausbildung ermöglichen.

Die beschriebene Struktur ist im Sinne B e n n i n g h o f f s (1931) als Wachstumsarchitektur aufzufassen, wofür Befunde von einem etwa 5 Monate alten Fetus sprechen. Auch dort wurde diese Struktur wiedergefunden, allerdings noch nicht so ausgeprägt; wie denn überhaupt nochmals betont werden muß, daß der Ausbildungsgrad von lokalen Bedingungen abhängig ist. Im gleichen Sinne ist sie aber auch als Funktionsarchitektur aufzufassen, und zwar tatsächlich, wie B e n n i n g h o f f sagt, mit umgekehrtem Vorzeichen, weil in der Entwicklung die Wachstumsspannungen herrschen, im fertigen Organ aber die Funktionswirkungen. Beide ergänzen sich bekanntlich oder fallen regelrecht zusammen.

Silberimprägnationspräparate entsprechender Entwicklungsstadien zeigen, daß überall zwischen Drüsen und Muskeln, besonders aber auch zwischen den Teilen eines Drüsenkomplexes selbst in großer Zahl Gitterfasern — angeordnet zu räumlichen Netzstrukturen — vorhanden sind. Räumliche Strukturen lassen sich aus solchen normaldicken Schnitten nur schwer erkennen. Für die Abb. 15 wurde aber eine besonders auffällige Stelle herangezogen, wo zu sehen ist, daß die Maschenrichtung nicht nur in der Ebene des Schnittes liegt. Man gewahrt dort auch nebeneinanderliegende Fasern, die in Wirklichkeit zwei verschiedenen Funktionsgruppen zuzurechnen sind: Gitterfasergeflechte um die Drüsen und Verbindungsfasern zwischen den Drüsenteilen und — allerdings hier weniger gut erkennbar — der umgebenden Muskulatur.

### *Das Verhalten von Gefäßsystem und Drüsenbaum*

Über die spezielle Blutgefäßversorgung der Zungendrüsen liegen fast keine Angaben vor. Nur Baumgartner (1917) und Wassermann (1934/35) haben darüber berichtet, jedoch auch nur in allgemeiner Form, so daß daraus Einzelheiten, und um solche handelt es sich hier zunächst, nicht ersichtlich sind.

Die Besprechung der Gefäßverhältnisse mußte aus didaktischen Gründen an den Schluß dieser Betrachtung gestellt werden, weil nur in Kenntnis der Verhältnisse der anderen Organe zueinander das Gefäßsystem verständlich ist. Bevor auf die Spezialverhältnisse der in Rede stehenden Organe eingegangen wird, soll ein kurzer Rückblick auf die Verhältnisse bei anderen Drüsen zeigen, wie sehr die Anordnung des Gefäßsystems bei verschiedenen Möglichkeiten der Drüsenentwicklung variieren kann.

Die kleinsten Drüsen, für die die Schweißdrüsen ein gutes Beispiel bieten, nehmen bei ihrer Entwicklung aus dem schon vorher vorhandenen Gefäßnetz der Oberfläche Kapillaren mit in die Tiefe. Diese Gefäße bleiben die einzigen und werden nicht ergänzt durch

Kapillaren einer anderen Region. Wächst aber eine Drüse tiefer herab, so kommt zwischen den von der Oberfläche mitgenommenen und eventuell noch außerdem erworbenen Gefäßen der Oberfläche der Umgebung — letztere geleitet durch die Fibrillenverschiebung des Bindegewebes, welche die vorwachsende Drüse veranlaßt — einerseits und aus der Tiefe emporsteigenden Gefäßen andererseits eine Verbindung zustande, die so weit ausgebaut werden kann, daß die aus der Tiefe kommenden Gefäße schließlich Hauptträger der Versorgung werden. Das ist bei allen größeren Drüsen, jeweils in spezifischer Form, der Fall, angefangen von den Talgdrüsen über die apokrinen Schweißdrüsen bis hin zu den verschiedenen Formen der großen Speicheldrüsen und den Milchdrüsen. Unter den großen Speicheldrüsen sind die Submandibularis und Parotis insofern von besonderem Interesse, weil die erstere sich frühzeitig abkapselt, die letztere dagegen in ein ihr stetig vorseilendes Gefäßmesenchym hineinwächst. Dadurch entsteht im einen Fall der Typ der zentralisierten, an den Drüsenaufzweigungen entlanglaufenden Blutgefäßversorgung, im anderen Fall der Typ der dezentralisierten, von außen ergänzten Versorgung. Bei der Milchdrüse verläuft die Gesamtentwicklung in mehreren Abschnitten, wobei zunächst Oberflächengefäße mitgenommen, dann aber neue Gefäßgebiete erschlossen werden, schließlich eine Abkapselung einsetzt und die bisher entgegenwachsenden Gefäße zu mitwachsenden werden läßt. Die Abkapselung ist aber nur episodenhaft, denn recht bald wird die Kapsel wieder durchbrochen und neue Gefäßgebiete können wiederum erschlossen werden; das alles wiederholt sich mehrere Male. Die Milchdrüsenentwicklung bei Nagetieren und beim Menschen zeigt darüber hinaus an sich schon Verschiedenheiten, weil einmal das Fettpolster des Mammarkörpers mit seinem Gefäßsystem direkt erschlossen wird (Maus), ein anderes Mal das Bindegewebe zwischen den Fettläppchen eine vermittelnde und das Fettläppchen-Gefäß-System umbauende Funktion ausübt (Mensch). Auf Einzelheiten, so wertvoll und interessant zugleich sie sind, kann hier leider nicht weiter eingegangen werden und es sei daher wieder auf die Arbeiten A. Dabelows (1933/34/41) verwiesen.

Die Entwicklung des Gefäßsystems der Zungendrüsen verläuft derjenigen der Milchdrüse in vielem analog. Denn auch diese Drüsen wachsen in ein bereits praeexistentes Gefäßnetz hinein. Ein Gefäßmesenchym ist nicht vorhanden und die vorwachsende



Drüse ist gezwungen, Anschluß an ein bereits bestehendes Gefäßsystem zu suchen. Den einfachsten Fall eines solchen Anschlusses zeigen kleine mucöse Drüsen des Zungenrückens, die besonders beim jungen Hund noch gut zu finden sind. Sie wachsen in die Tiefe, ohne von der Oberfläche her ein Gefäß mitzunehmen. Bei der Berührung mit der Muskulatur gewinnen sie auch Beziehung zu deren Gefäßen und zwar so, daß die Muskelbündel durch die



Abb. 16. Mucöse Drüse vom Hund, 14 Tage. Gefäßernetz ausschließlich von der Muskulatur her. Alaunkarmin, Gefäßinjektion,  $150\ \mu$ , frontal, Binok. 40/20.

Drüse etwas auseinandergedrängt, dazwischen verlaufende Gefäße aber gewissermaßen zu einem Auffangnetz für das vorwachsende Sproßende werden (Abb. 16). Wächst die Drüse nun weiter, so zieht sie die Gefäße mit sich in die Tiefe und läßt das Gefäßnetz zum Körbchen werden. Da mit dem Tieferwachsen immer noch neue Gefäße erworben werden, bleibt der Typ der dezentralisierten Versorgung erhalten, auch wenn die ersten Gefäße durch allmähliche Breitenausdehnung der Drüse mehr und mehr zu Zentral-

gefäßen werden. Arterien und Venen sind in dieser Region, bei den vorliegenden Größenverhältnissen und bei Anwendung der besprochenen Methoden nicht mehr sicher zu unterscheiden, es handelt sich ja aber ohnehin um mehr oder weniger kapillarisierte Gebiete, wo feste Grenzen nicht vorhanden sind. — In der Zunge des gleichen Hundes fand sich aber auch noch eine andere Versorgungsform und zwar bei einer im Bereich der — beim Hunde bekanntlich rudimentären — Papilla foliata gelegenen serösen Drüse,

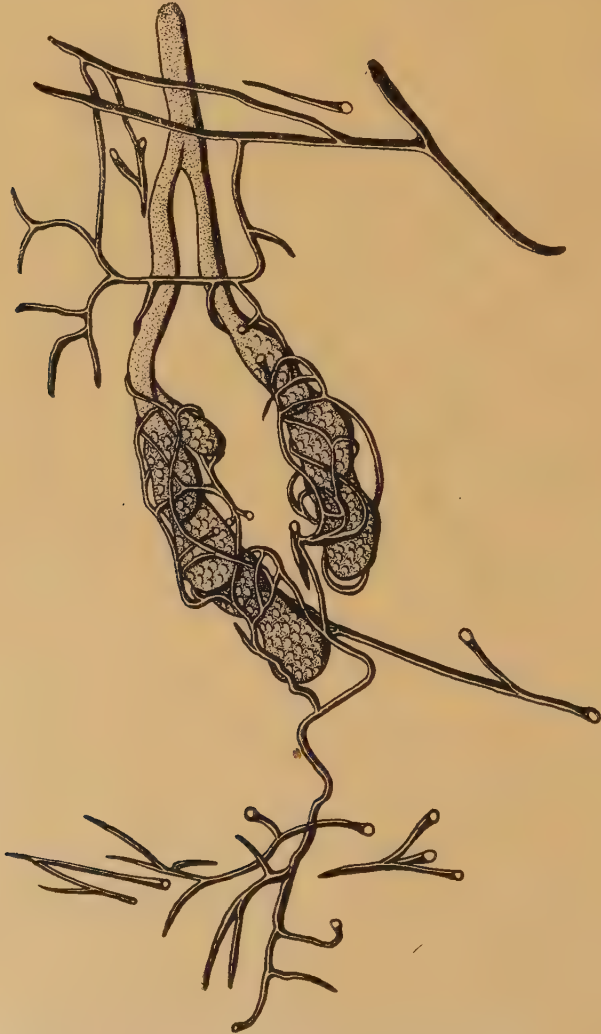


Abb. 17. Seröse Drüse vom Hund, 14 Tage. Zweiseitige Gefäßversorgung. Alaunkarmin, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , frontal, Binok. 40/20.

die die Muskulatur noch nicht erreicht hatte (Abb. 17); der Hund war bereits 14 Tage alt am Tage der Tötung. Hier offenbart sich eine ganz andere Organisation des Gefäßsystems: Von der Oberfläche aus hat die Drüse Gefäße mit sich in die Tiefe herabgezogen, während ihr aus der Tiefe andere Gefäße entgegengewachsen sind. Die proximalen Gefäße sind Venen, die distalen Arterien und Venen, die beiden letzteren hervorgegangen aus dem Gefäßsystem der Muskulatur respektive Einzelsträngen über dem Muskelkörper in der Tiefe der Lamina propria. (Am Zungenrücken ist die Lamina propria so gut wie gefäßfrei, am Zungenrand führt sie aber einzelne Gefäße.) Die Tatsache des isolierten Vorhandenseins der proximalen Venen ist nur so zu erklären, daß der arterielle Strom aus der Tiefe die ursprünglich notwendigerweise vorhanden gewesenen Arterien ihrer Aufgabe entledigt hat. Wie es zur Bildung derartiger Gefäßverbindungen kommt, wird später besprochen werden.

Bei einem anderen, gleichaltrigen Hunde wurde eine seröse Drüse einer Papilla circumvallata gefunden, die nun zeigt, wie die fertig ausgebildete Drüse sich intermuskulär zum Gefäßsystem verhält (Abb. 18). Aus dem oberflächlichen Netz ziehen Venen, meist an den Drüsenausführungsgängen entlanglaufend, in die Tiefe. Arterien sind nicht erkennbar. (Die Kontrolle der benachbarten Schnitte dieser Serie ergab, daß dieser Drüsenkomplex keine arterielle Zufuhr von der Oberfläche her bekommt.) Die proximalen Venen verzweigen sich teilweise an und in der Drüse, teilweise in der Muskulatur; sie gehen auch Verbindungen mit aus der Tiefe kommenden Venen ein. Die arteriellen Gefäße aus der Tiefe sind ziemlich stark, sie verzweigen sich außen an den Drüsenläppchen und gleichzeitig mit anderen Zweigen in der Muskulatur. Ebenso verhalten sich die distalen Venen. Auch hier liegt der Typ der erworbenen arteriellen Versorgung vor, während der venöse Abfluß eine Kombination zwischen erworbenen und primären, ursprünglichen Gefäßen darstellt, wobei der hauptsächliche Abflußstrom in die Tiefe geht, was sich aus der vermehrten Zahl distaler Venen gegenüber den proximalen schließen läßt.

Das Gegenstück zu dieser Versorgungsform bildet diejenige einer mucösen Drüse im Bereich der Papillae circumvallatae bei einer jungen Katze (Abb. 19). Die Drüse befindet sich auch hier bereits intermuskulär. Vom Oberflächennetz aus hat sie zahlreiche Venen und einige Arterien mitgenommen, aus der Tiefe kommen

ihr viele Arterien, doch keine einzige Vene entgegen. — Demgegenüber zeigt das Bild zweier nebeneinander gelegener seröser Drüsen einer Papilla circumvallata der gleichen Katze Verhältnisse, die etwa zwischen denen der beiden vorhergehenden Fälle liegen (Abb. 20). Die eine der beiden Drüsen ist von beiden Richtungen aus arteriell versorgt, jedoch nur von proximal aus venös, die andere nur von distal aus arteriell, aber von beiden Richtungen



Abb. 18. Seröse Drüse vom Hund, 14 Tage. Doppelte Venenversorgung, Arterienversorgung nur aus dem Muskelgefäßsystem. Arterien schwarz, Venen gestrichelt. (Gleiche Technik bei den folgenden Abb.). Alaunkarmin, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , sagittal, Binok. 40/20.



venös. Außerdem bestehen noch Verbindungen zwischen den größeren Gefäßen beider Drüsen, wie auch Seitenäste in die Muskulatur eintreten.

Die vergleichsweise beim Kaninchen untersuchten Versorgungsverhältnisse zeigen ähnliche Typen wie die zuletzt beschriebenen. Von besonderem Interesse ist wohl, daß die Gefäße der serösen Drüsen der Papilla foliata beim Kaninchen einen direkten Abfluß zur Oberfläche

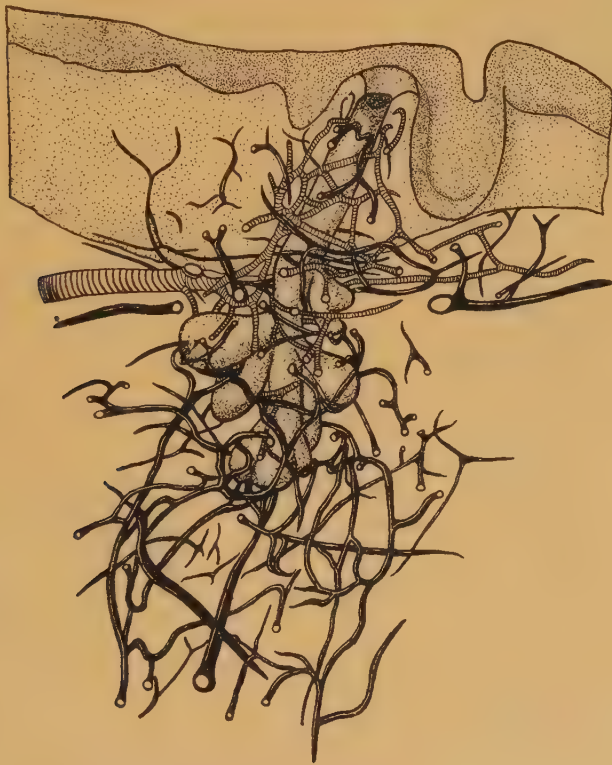


Abb. 19. Mucöse Drüse von der jugendlichen Katze. Zweiseitig arterielle und nur proximale venöse Gefäßversorgung. Alaunkarmin, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , sagittal, Binok. 40/20.

bei doppelter arterieller, zum Teil auch venöser Versorgung haben. Das dürfte nicht zuletzt auf die auf weit weniger Widerstand stoßende Entwicklung der Drüsen zurückzuführen sein, mit der gleichzeitig die Gelegenheit zum Erwerb neuer Gefäße aus fremden Bezirken verringert wird. — Auch die Gefäßversorgung der Drüsen des Zungengrundes und der Region der Papillae foliatae und der nur singulär vorhandenen Papilla circumvallata bei der Ratte wurde untersucht, besonders, da von Wassermann bereits eine Angabe über die Zungengrunddrüsen der Maus (1934/35) vorliegt. Wassermann gibt an, daß die Drüsen

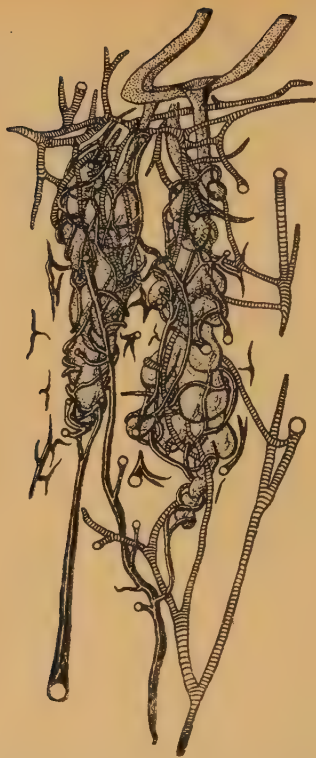


Abb. 20. Seröse Drüse von der jugendlichen Katze. Verschiedene Versorgungsmöglichkeiten zweier nebeneinanderliegender Drüsen. Alaunkarmin, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , frontal, Binok. 40/20.

kein eigenes Gefäßmesenchymlager vorfinden und demzufolge am Kapillarnetz der Muskulatur hospitieren müßten. Bei den hier untersuchten jungen Ratten im Alter von einem bis zu fünf Tagen konnte zwar festgestellt werden, daß mehr als bei anderen Tieren die Versorgung direkt vom Kapillarnetz der Muskulatur getragen wird, daß sich aber beim fünf Tage alten Tier sehr gut größere Gefäße feststellen lassen, die doch wahrscheinlich die größere Blutmenge zur Drüse hinführen werden. Wieweit Unterschiede zwischen den Verhältnissen bei der Maus und denen bei der Ratte bestehen, ist nicht bekannt, es dürfte aber wahrscheinlich sein, daß Wassermann der Ansicht war, daß der Gefäßerwerb vom Kapillarnetz aus stattfindet und daß die Drüsen ihren eigenen kleinen Kreislauf haben, nicht, daß zeitlebens die Muskelkapillaren die Drüsenversorgung unterhalten. Immerhin läßt sich sagen, daß bei den beiden kleinen Nagetieren die Versorgungsverhältnisse noch recht einfach sind und erst bei größeren Tieren Einzelheiten zur Ausbildung kommen.

Das eigentliche Objekt dieser Untersuchung, der Mensch, mußte notwendigerweise bei der Betrachtung des Gefäßsystems etwas zu kurz kommen, weil das Material dafür nicht in der erforderlichen Menge und Qualität zu beschaffen war. Auf die Abbildung unvollständiger Injektionen darf nach den vergleichenden Darstellungen tierischer Injektionspräparate wohl verzichtet werden, zumal sich aus vielen Einzeluntersuchungen ergab, daß das Gefäßsystem beim Menschen demjenigen ähnelt, das hier bei der Katze beschrieben wurde. Wegen der Gefäßverhältnisse in der übrigen Zunge sei auf die Bearbeitung des II. Teiles von A. Dabelow und des III. Teiles von G. Dabelow (1950) verwiesen. Vom Menschen soll nur noch eine Sonderform der Drüsenentwicklung mit der dazugehörigen Gefäßversorgung zur Sprache kommen. Es handelt sich um eine mucöse Drüse in der Region vor der Papilla

foliata; sie entspricht dem schon früher besprochenen Typ einer rückläufigen, nicht in die Muskulatur eingedrungenen Drüse (Abb. 21). Hier wird der Ausführungsgang von einer Arterie und einer Vene begleitet, erstere stellt ein direkt mitgenommenes, letztere ein aus dem oberflächlichen Netz durch Fibrillenablenkung erworbenes Gefäß dar. Zum Teil versorgen diese Gefäße die Drüse bis in ihre Enden, zum Teil entsenden sie ihre Ausläufer in die Umgebung. Die Drüse gewinnt außerdem Anschluß an Gefäße, die dicht über



Abb. 21. Mucöse Drüse des Zungenrandes mit Ausbreitung an der Oberfläche des Muskelkörpers. Zweiseitige Gefäßversorgung mit verschiedenen Möglichkeiten des Gefäßerwerbs. Mensch, 5 Tage alt (Frühgeburt). Alaunkarmin, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , schräg-frontal, Binok. 40/20.

dem Muskelkörper liegen und andere, die aus jenem heraus aufsteigen. Schließlich schaltet sich noch ein Venensystem ein, das ebenfalls in der Bindegewebszone liegt und seinerseits Verbindungen zum Oberflächennetz sowie zum Venensystem der Muskulatur besitzt. In diesem Teil der Drüse ist kein arterielles System feststellbar; eine kapillare Versorgung dürfte hier wohl kaum in Frage kommen, allenfalls noch von der Muskulatur her, die gerade tangiert wird; wahrscheinlich fand die Injektion hier aber ein Hindernis, nachdem sie sonst vollständig gewesen war. Immerhin zeigt aber auch dieses Präparat noch einmal, welche Fülle von

Möglichkeiten geboten ist, um für die Drüse ein Gefäßsystem aufzubauen.

Nach all dem erhebt sich die Frage, wie es zur Ausbildung dieser Systeme kommt, wie sich die einzelnen Versorgungstypen erklären und wie sie sich zwischen die anderen Gewebe einordnen. Blutgefäßsystem, Muskulatur und Bindegewebe entstehen früher als die Drüsen, und es ist unmöglich anzunehmen, daß sich ein Blutgefäßsystem ausbildet, um irgendwann einmal eine Funktion zugewiesen zu bekommen. Vielmehr kann es sich einzig und allein nur um einen Differenzierungsvorgang, bei dem Wachstumsstrukturen entstehen, handeln. Es wurde schon an Hand der Besprechung des ersten Blutgefäßpräparates erläutert, wie die Drüse in den Besitz eines Gefäßsystems gelangt. Die einzelnen Typen sind morphologisch nichts weiter als verschiedene Entwicklungsstadien. Das wird um so klarer, wenn man das Gefäßsystem der Ratte betrachtet, bei dem es an manchen Stellen noch unmittelbar aus dem Kapillarsystem der Muskulatur hervorgeht; es wurde allerdings auf die deutlichen Ansätze zur Weiterdifferenzierung hingewiesen, der Urzustand ist auch bei diesem Tier nicht mehr vorhanden. Die Ansprüche an die Gefäßversorgung werden bei größeren Tieren derart gesteigert, daß eine einfache Einschaltung der Drüse in das Kapillarsystem der Muskulatur offensichtlich wohl nicht mehr ausreicht. Dazu kommt die Tatsache, daß das Gefäßsystem der Zunge ja nicht nur aus lauter Kapillaren besteht, sondern daß überall mittlere und kleinere Gefäße verlaufen, von denen aus das Kapillarnetz überhaupt erst gespeist wird. Es leuchtet ein, daß zunächst einmal diese Gefäße in den Dienst der Drüse gestellt werden, indem die abzweigenden Äste erfaßt und mitgenommen werden, nachdem sie sich also regelrecht in den Sprossen aufgehängt haben. Wenn aber beim Vorwachsen neue Gefäßgebiete erschlossen werden, so ist es nur zu verständlich, daß diejenigen Gefäße, die der Drüse am besten zu dienen vermögen, sehr bald die Hauptlast der Versorgung übernehmen werden. Die übrigen verlieren dann nach und nach ihre Bedeutung und kommen zum Teil zum Verschwinden. Daß Gefäße aus dem Muskelgefäßsystem austreten in die Lamina propria, um dort an bisher nur von der Oberfläche her versorgte Drüsen Anschluß zu finden — und Verbindungen einzugehen mit den Gefäßen von der Oberfläche — ist nur so zu erklären, daß größere Gefäße, die an die Oberfläche der Muskulatur wachsen, leicht durch die ganz



bestimmt ausgerichteten Bindegewebsfibrillen aus ihrer bisherigen Richtung abgedrängt werden und so in Gegenden gelangen, in denen sich auch Drüsen entwickeln. Diese Drüsen beeinflussen auch ihrerseits die Faserrichtungen des Bindegewebes und so entstehen natürlicherweise Spannungen, die eine neue Ausrichtung des Vorhandenen bewirken. Wenngleich ein gewisser Chemotropismus zwischen Drüsen und Gefäßen nicht hinweggedacht werden kann, so muß man doch die größere Bedeutung den morphologisch-funktionellen Wirkungen beimessen. Wieweit der Chemotropismus, mit dem eigentlich nichts weniger ausgedrückt wird, als daß unbekannt ist, wie die Wirkungen zustande kommen, vielleicht nicht auch morphologischer Natur ist, kann nicht entschieden werden; immerhin läßt sich denken, daß man eine Vorstufe des Morphologischen vor sich hat.

Offen geblieben sind nun noch die Fragen nach dem Verhalten der Gefäße gegenüber der Muskulatur und gegenüber der einzelnen Drüse. Das Verhältnis zur Muskulatur ist, zumal hier die Drüsen im Mittelpunkt der Betrachtung stehen, ein Verhältnis zum Bindegewebe und macht daher eine weitere Besprechung gegenstandslos. Das Verhältnis zur Drüse ist in den hier zur Sprache kommenden Dimensionen ebenfalls ein Verhältnis zum Bindegewebe, für das aber noch einige Einzelheiten mitzuteilen sind. Zunächst ist die Tatsache der leitenden Funktion der Bindegewebsfasern gegenüber den Gefäßen noch einmal zu erwähnen. Betrachtet man den Gefäßverlauf auf den vorigen Abbildungen, so fällt die gitterartige Anordnung des Systems überall mehr oder weniger deutlich auf. Sie beruht darauf, daß die Blutgefäße die Kreuzungsstellen der Fasern, an denen sie entlanglaufen, benutzen, um eine neue Richtung zu gewinnen. Die Gefäße können nicht wahllos verlaufen, weil sie sonst in Zugspannungen geraten würden, die ihnen Schäden zufügen würden (Feneis). Was die weiteren Beziehungen zur Drüse angeht, so liegen diese im Bereich der Kapillaren. Die Vergrößerung der Drüse kann nicht allein durch Erschließung neuer Gefäßgebiete versorgungstechnisch kompensiert werden. Die Oberfläche der Drüse wird nach außen hin nur relativ durch Abrundung kleiner, absolut aber durch Wachstum der Drüse an sich und durch die Ausbildung der Tubuli größer. Dem steht jedoch gegenüber, daß das einmal erworbene Gefäßgebiet nicht durch Hinzunahme neuer Gefäße vergrößert werden kann. Die vorhandenen Gefäße müssen vielmehr auch am Wachstum teil-

nehmen, teils durch Größenzunahme, teils durch Ausbildung neuer Gefäßsprosse im Bereich der Kapillaren. Wenn diese auf dem Boden des jugendlichen Bindegewebes stattfinden kann, so hat sie wohl die besten Möglichkeiten dazu.

## 2. *Glandula apicis linguae*

### *Die Entwicklung des epithelialen Drüsenbaumes und seine Beziehungen zu Muskulatur und Bindegewebe*

Die Konstruktion des epithelialen Drüsenbaumes ist nur aus seiner Entwicklung und der Konstruktion der gestaltbestimmenden Umgebung heraus verständlich. Bezüglich der Umgebungsbedingungen kann die gegebene Situation mit wenigen Worten bereits treffend geschildert werden, wie es R. Dabelow (1950) — auf welche Arbeit wegen der speziellen Befunde im übrigen verwiesen sei — getan hat: „An der Unterfläche der Zunge sind die von der Oberfläche einheitlich kommenden Bündelchen bis weit ins Innere in ihre Einzelelemente aufgefasert wie breite lockere Pinsel, zwischen deren Lücken die Fasern anderer Richtungen hindurchziehen. Auf diese Weise können die oben an einer kleinen Fläche entspringenden Muskelbündel sich unten an einer größeren Fläche ohne Vermehrung ihrer Zahl gleichmäßig verstreut anheften.“ Ähnlich wie im Bereich der hinteren Zungendrüsen liegt also auch im Gebiet der Unterfläche des freien Zungenteiles, des Ursprungsraumes der *Glandula apicis linguae*, ein sehr sinnvoll konstruiertes dreidimensionales Gittersystem von Muskel- und Bindegewebsfasern vor, das bereits vorhanden ist, wenn die Anlage der Zungenspitzendrüse sichtbar wird. Ein Unterschied gegenüber den hinteren Zungendrüsen ist hier insofern wahrnehmbar, als erstens der Muskelkörper der Zungenspitze weit weniger muskulär differenziert ist als derjenige der hinteren Zungenregionen, daß also viel mehr mesenchymales Gewebe zu dieser Zeit noch vorhanden ist, und zweitens größere Äste der *Arteria lingualis* im unteren Teil der Zungenspitze liegen, die nicht ganz ohne Einfluß auf die Richtung des Wachstums der Drüse und sich ihrer daraus ergebenden Lokalisierung bleiben, ein Umstand, der bei den hinteren Zungendrüsen ebenfalls nicht gegeben ist. — Über den Aufbau des Gefäßsystems der Zunge siehe bei A. Dabelow (1950).

Das erste untersuchte Stadium stammt von einem Fetus von 95 mm SSL, bei dem sich eine in den Anfängen ihrer Entwicklung

befindliche Drüse etwa in der gleichen Form darbietet, wie sie von normalhistologischen Schnitten her bereits bekannt ist (Abb. 22); hierzu siehe auch die Untersuchungen von Hjelmman (1941). Von der Unterfläche der Zunge her hat sich an der Stelle einer kleinen epithelialen Verdickung ein Drüsenschlauch in den Muskelkörper hineinentwickelt. Das Bindegewebsystem, zwischen Epithel und Muskelkörper gelegen und gleichzeitig Fortsetzung des Muskelsystems, ist hier bereits zum Leiter der Drüsenwachstumsrichtung geworden, allerdings nicht im Sinne eines Leitstranges, wie man zunächst vermuten könnte; dazu sind die potentiellen Unterschiede zwischen Bindegewebsfasern und Drüsenepithel offenbar zu groß. Vielmehr benutzt der vorwachsende Drüsenschlauch die gitterförmige Anordnung des Bindegewebes als Leitsystem, indem ihm die rhombischen Maschen (R. Dablow [1950]) dieses dreidimensionalen Gitters als Locus resistantiae minoris den Durchtritt leicht machen. Diese rhombischen Bindegewebsgitter ermöglichen ein „korrelatives Nebeneinander“ von Bindegewebe und Drüsenschlauch, bei dem keiner der beiden Teile benachteiligt wird, sondern jeder — gewissermaßen unter Anwendung von Gesetzen der Mechanik — imstande bleiben wird, seine Form und seine Funktion zu erhalten, eine Tatsache, deren ganze Tragweite sich allerdings erst mit dem Beginn der Funktionen, hier also mit dem Tage der Geburt, offenbaren wird, es handelt sich also, kurz gesagt, auch hier um Wachstumsstrukturen, die später zu Funktionsstrukturen werden; Benninghoff hat auf die Zusammenhänge zwischen den beiden letzteren besonders hingewiesen (1930/31). Im Verlaufe dieser Untersuchung wird bei der Besprechung des Bindegewebes noch einmal darauf zurückzukommen sein.

Sobald nun der Drüsenschlauch mit der Muskulatur in Beziehungen tritt, kann man polarisationsoptisch sehr schön erkennen, wie einzelne, zumeist in der Wachstumsrichtung der Drüse liegende Muskelbündel zum Leitstrang deren Wachstums werden. Erfahrungsgemäß verläuft die Wachstumsrichtung der Zungenspitzendrüse im Anfang in vertikaler Richtung, es wurde daher für diese Beobachtung ein Frontalschnitt durch die Zunge gewählt. Die leitenden Muskelstränge in diesem Stadium gehören überwiegend dem System des *Musculus verticalis* an, während der *Musculus longitudinalis inferior* und die in seine Richtung einstrahlenden extralingualen Muskeln quer zur Wachstumsrichtung

der Drüse liegen und nur insofern leitend auf sie einwirken können, als jeweils die größten der in Frage kommenden Lücken dem Drüsenschlauch den Durchtritt gewähren werden; überdies verlaufen ja auch die Vertikalstränge durch diese Lücken, so daß gewissermaßen eine doppelt gesicherte Leitung für die Drüse gegeben ist. Beim weiteren Eindringen der Drüse in den Muskelkörper wird sich sehr bald ein muskuläres Hindernis in Form des *Musculus transversus* bemerkbar machen; die starke kolbenförmige Auftreibung des Schlauchendes der Drüse in Abb. 22 darf wohl als Zeichen einer sich vorbereitenden Drüsenteilung aufgefaßt werden.

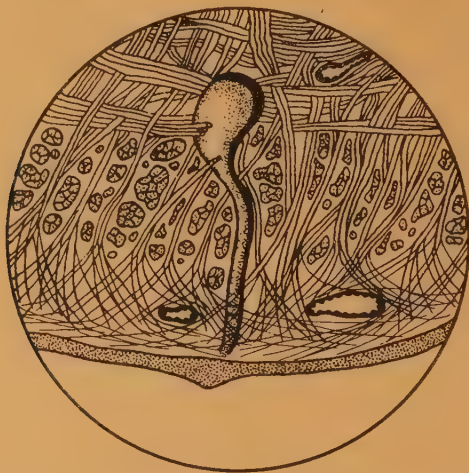


Abb. 22. Gl. apicis linguae. Fetus 95 mm SSL. Erklärung s. Text. Alaunkarmin, frontal, 100  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 5.

Aus der gleichen Zunge liegt ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium vor, das die Abb. 23 zeigt; hier haben sich zum ersten Male die typischen Knospen als Folge eines dichter gewordenen Umgebungsgefüges — und der Teilungspotenz und beginnenden -tendenz natürlich auch — ausgebildet. Außerdem ist bereits dieses Stadium als Beginn einer neuartigen Entfaltungsform — neuartig insofern, als von nun an ein anderer Entfaltungsmechanismus, wie er von den hinteren Zungendrüsen her bekannt ist, sich kundtut — aufzufassen. Zwar wird auch die weitere Entwicklung in erster Linie auf ein möglichst weitreichendes Längenwachstum hinauslaufen, aber das Prinzip der Anlehnung an Leitstränge wird von nun an mehr und mehr durch das Bestreben, muskelfreie Räume zu erschließen, ergänzt werden. Beide Expansionsarten ergänzen



sich wiederum im Sinné der Auswahl eines Locus resistantiae minoris.

Die weitere Entwicklung der Drüse verläuft zukünftig in hauptsächlich oral-aboralwärtiger Richtung; für die nachfolgenden Untersuchungen wurde daher weitgehend auf Sagittalschnitte zurückgegriffen, die dann auch die instruktivsten Bilder lieferten. Der sich in der Zunge eines Fetus von 165 mm SSL (Abb. 24) darbietende Zustand der Zungenspitzendrüse läßt sehr schön erkennen, wie und in welcher Richtung die Drüse sich in der Folge entwickeln wird. Vorherrschend ist die aboralwärtige Richtung, wie dies auch früher



Abb. 23. Gl. apicis linguae desselben Fetus. Beginnende Teilungstendenz des Drüsenschlauches. Alaunkarmin, frontal, 100  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 5.

stets beschrieben worden ist; allerdings muß dem doch entgegengehalten werden, daß diese Angabe nicht dogmatisch aufgefaßt werden darf, denn wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, biegen zahlreiche Äste auch in die genau entgegengesetzte Richtung, nach apical zu, ein. Bevor die Entwicklung des Drüsenbaumes weiter verfolgt wird, soll kurz die Frage nach der Ursache des im ganzen genommen aboralwärts gerichteten Wachstums angeschnitten werden. Die Erklärung der kausalen Genese aus der formalen kann im allgemeinen nicht über den Wert der Wahrscheinlichkeit hinausgehen; so möge auch in diesem Falle die dargebrachte Ansicht lediglich als Versuch einer Deutung ange-

sehen werden. Abgesehen von gewiß vorhandenen, phylogenetisch ererbten Eigenschaften und möglicherweise der funktionell eventuell wichtigen Lagerung der Drüse möglichst weit von der Spitze entfernt — ein besonderer Fall von Zungenspitzendrüsenentwicklung, der später noch besprochen werden wird, läßt letzteres teilweise fraglich erscheinen — dürfte die Ursache doch wohl überwiegend in der Struktur des Muskelkörpers zu suchen sein, denn es ist immer wieder festgestellt worden, daß im Bereich der Drüse das Muskelgefüge nicht so dicht ist wie anderenorts, indem sich der lockerer gefügte Raum rückwärtig der Ursprungsstelle der Drüse ausdehnt, davor aber stark verschmälert; zurückzuführen ist dies auf die wechselnde Beteiligung des *M. transversus* am Aufbau des Muskelkörpers und die ganze Zungenform an der Spitze überhaupt. Schon die früheren Autoren haben betont, daß die Drüse im wesentlichen zwischen dem oberen (inneren) Rand des *M. longitudinalis inferior* und dem unteren des *M. transversus* gelegen sei; hin und wieder bekommt man kleine, verkümmert aussehende Sprosse auch im Bereich des *M. longitudinalis inferior* zwischen dessen einzelnen Fasern oder Faserbündeln und in deren Richtung eingestellt zu sehen, und auch in die Lücken im Transversussystem ragen Drüsensprosse hier und da einmal hinein, im allgemeinen aber sind die früheren Angaben zu bestätigen. *M. longitudinalis inferior* und *M. transversus* bieten der Drüse demnach keine Möglichkeit zur Entfaltung, infolgedessen ist sie darauf angewiesen, den zwischen beiden Muskeln verfügbaren Raum möglichst rationell auszunutzen. So kann die Form der Drüse als der sichtbare Ausdruck zwischen Entwicklungsfähigkeit und vorgezeichnetem Entwicklungsraum liegender Bedingungen verstanden werden. Damit ist nun jedoch erst die Entwicklungsrichtung aufgezeigt worden und es bleibt übrig, die eigentliche Drüsenentwicklung weiter zu verfolgen, wobei nochmals auf die Zunge des Fetus von 165 mm SSL (Abb. 24) zurückgegriffen werden soll.

Hier hat die Drüse ihren definitiven Entwicklungsraum erreicht, und zwar auf dem Wege eines ausgesprochenen, recht starken Längenwachstums unter gleichzeitiger Abspaltung von Seitenzweigen in allen Teilen des Gangsystems. Die Abzweigungen der Seitenäste sind nach dem Prinzip der sympodialen Dichotomie, also unter Rektifikation des Hauptsprosses, der später das Ausführungssystem darstellt, angeordnet. Adenomenbildungen im Sinne der Bildung sezernierender Endstücke oder deren Vorstufen

kommen nie in unmittelbarer Umgebung des Hauptsprosses oder gar von ihm selbst ausgehend vor, sondern nur in den Enden der abgezweigten Sprosse, und auch dort nur, nachdem diese zunächst durch ein ihrer Größe etwa entsprechendes Längenwachstum zur Erschließung des Raumes beigetragen haben. Der überwiegende Teil der auf diesem Stadium sichtbaren Endkolben darf als Ent-



Abb. 24. *Gl. apicis linguae*, Fetus 165 mm SSL. Ein zunächst durch die ganze Länge des der Drüse zur Verfügung stehenden Entwicklungsraumes gehendes Längenwachstum wird ergänzt durch zahlreiche, in rektifizierter Dichotomie gebildete Seitensprosse. Alaunkarmin, sagittal, 150  $\mu$ , P. Obj. 10, Ok. 8.

wicklungsstufe des peripheren Gangsystems aufgefaßt werden, wogegen das nachfolgende Stadium von 200 mm SSL bereits die in Gang befindliche Ausbildung der sezernierenden Drüsenteile darbietet (Abb. 25). Die Entwicklung der mehr oralwärts gelegenen Teile ist dabei derjenigen der hinteren Abschnitte meist um ein geringes voraus. Wie gesagt ist dieses Stadium etwa mit dem Beginn der Ausbildung der Endkomplexe gleichzusetzen; allerdings darf man keinen sprunghaften Übergang der Entwicklungsphasen,



also plötzlichen Abbruch der einen und ebenso plötzlichen Beginn der anderen Phase erwarten, die Übergänge sind vielmehr fließend und an ein und demselben Drüsenbaum keineswegs überall gleichzeitig. Vergleicht man die Stadien der Abbildungen 24 und 25, so ist zwar auf den ersten Blick kein großer Unterschied erkennbar, bei eingehenderer Untersuchung der Schnittserien stellt sich aber



Abb. 25. *Gl. apicis linguae*. Fetus 200 mm SSL. Beginnende Polymerie des Drüsenschlauches an den Sproßenden. Nachdem die Drüse überall die Grenzen ihres Entwicklungsraumes erreicht hat, beginnt sie, durch polymere Verzweigung die Ausfüllung ihres Entwicklungsraumes zu organisieren. Alaunkarmin, sagittal, 150  $\mu$ , P. Obj. 30, Ok. 5.

doch schon heraus, wie das Wachstum sich zukünftig gestalten wird, und wie es dann auch das nächste dargestellte Stadium eines Fetus von 250 mm SSL (Abb. 26) bestätigt. Es sei an dieser Stelle aber besonders ein Unterschied gegenüber den hinteren Zungendrüsen, zeitlich gesehen wie formal, vermerkt: Bei den hinteren Zungendrüsen handelt es sich um die Erschließung eines schon mehr oder weniger muskulär differenzierten Raumes, bei der Zungenspitzendrüse ist ein gegebener, d. h. durch Muskulatur um-



grenzter Raum, der nur von einzelnen Muskelbündelchen durchzogen wird, im übrigen aber der Drüse sehr viel Platz freiläßt, auszufüllen. Eine weitere infiltrativ arbeitende Ausbreitung der Drüse ist nach den vorliegenden Befunden offenbar nicht mehr möglich (soweit das die Raumgrenzen betrifft); sobald die vorwachsenden Drüsensprosse die Wände des Raumes, den man sich



Abb. 26. *Gl. apicis linguae*. Fetus 250 mm SSL. Definitive Form der Drüse. Das Ausführungsgangsystem ist frei von sezernierenden Drüsenteilen; diese sind vielmehr als wohlabgegrenzte Einzel läppchen um die sekundären und tertiären Gangsysteme angeordnet. Alaunkarmin, sagittal, 150  $\mu$ .  
P. Obj. 10, Ok. 8.

zweckmäßigerweise als durch die hindurchziehenden Muskelbündelchen in einzelne Kammern aufgeteilt vorzustellen hat, erreicht haben, beginnt die Drüse daher eine als „nach innen gerichtete Entfaltung“ zu bezeichnende Organisation zu entwickeln. Das ist so zu verstehen, als die bisher dichotomisch entstandenen Einzelsprosse anfangen, zahlreiche Adenomeren, sogenannte „Polymere von Blumenkohlart“, zu bilden. Es entsteht dabei das Bild recht kompakter Drüsenläppchen, die durch ihr stetiges Wachstum

bald die Kammern ausfüllen, zum Teil eine Verschiebung der Muskelfaserbündel bewirken und zahlreiche kleinere Muskelfaserbündel umwachsen, im großen ganzen sich aber auf die beschriebenen Kammern beschränken. Die Angabe früherer Autoren, daß die Drüse von zahlreichen Muskelfasern oder -bündeln durchzogen würde, findet so ihre Erklärung. Im mikroskopischen Schnitt ist naturgemäß die Grenze zwischen zwei Drüsenläppchen nur schwer zu unterscheiden, der dicke Schnitt erlaubt eine solche Unterscheidung aber fast überall. Die Zungenspitzendrüse hat mit diesem Stadium ihre definitive Form schon erlangt; das weitere Wachs-



Abb. 27. *Mamma lactans*. Der epitheliale Drüsenbaum der sezernierenden Mamma ähnelt in Aufbau und Form sehr dem der *Gl. apicis linguae*. (Aus A. Dabelow 1933/34).

tum kann nur noch im Rahmen der allgemeinen Größenzunahme der Zunge verlaufen, bringt aber, wie Untersuchungen an Zungen von Kindern bewiesen, keine Änderung der Form mehr mit sich, lediglich die Kompaktheit nimmt noch zu.

Der Vergleich der *Glandula apicis linguae* mit anderen Drüsen soll, abgesehen von einem kurzen Hinweis, hier nicht noch einmal wiederholt werden, nachdem im ersten Abschnitt dieser Studie ausführlich darauf eingegangen worden war. Erinnert werden soll noch einmal an die Verhältnisse bei der Milchdrüse, die A. Dabelow (1933/34/41) untersucht hat, und es sei in diesem Zusammenhang besonders auf die Abb. 27 hingewiesen, die eine *Mamma lactans* darstellt. Jenes Bild ähnelt auffallend dem des

soeben aufgezeigten vom Definitivstadium der Zungenspitzendrüse, und das, obwohl es sich um zwei in ganz verschiedenen Milieus entwickelnde Drüsen handelt. Erklärend für diese Gleichförmigkeit kann vielleicht gesagt werden, daß es sich bei beiden Drüsen um eine Entwicklung in einem vorbestimmten Raum handelt, in dem sie zwingend ihr Unterkommen finden müssen. Wieweit damit der Typ der tubuloalveolären Drüsenform in Zusammenhang zu bringen ist, kann hier nicht entschieden werden. Über die Begriffe alveolär und tubuloalveolär ist viel gestritten worden; es wäre wohl verfehlt, darauf noch einmal zurückzukommen, um so mehr, als bei der vorliegenden Betrachtung nur die äußere Form der Drüse Untersuchungsgegenstand ist.

Ein Rückblick auf das Gesagte läßt erkennen, daß *Glandulae linguales posteriores* und *Glandulae apicis linguae*, obwohl im gleichen Organ gelegen, nicht einen einheitlichen Entfaltungsmechanismus für ihre Entwicklung benutzen. Was bei jenen über ihre Entfaltungsart, gemeint ist die Vermehrung durch Verzweigung, gesagt wurde, gilt nur bedingt und abgeändert auch für diese. Das bereits bei den hinteren Zungendrüsen modifizierte Prinzip des „Sympodiums auf dichotomer Grundlage“ gilt nur in wiederum modifizierter Form für die Zungenspitzendrüse. Nach der den Anlageplan beherrschenden rektifizierten Dichotomie wird, nachdem auch die Seitenzweige des Hauptganges eine Zeitlang die Dimerie fortgesetzt haben, die Anordnung der sezernierenden Teile der Drüse unter der zwingenden Notwendigkeit der Raumbeschränkung auf Grund der Polymerie vorgenommen.

Die Bedeutung des Bindegewebes als Aufhänge- und Schutzapparat der Zungendrüsen wurde schon im ersten Abschnitt der Studie eingehend gewürdigt. Was dort über die so außerordentlich sinnreiche Struktur des Bindegewebsapparates für die hinteren Zungendrüsen angeführt wurde, gilt auch, und vielleicht in noch stärkerem Maße, für die Zungenspitzendrüse. Es kann daher auf eine nochmalige Besprechung der theoretischen Grundlagen verzichtet werden. Für die Bindegewebsverhältnisse liegen hier einige Aufnahmen von der Zungenspitzendrüse vor, die im auffallenden Licht am Trockenapparat gewonnen wurden. Eine der Aufnahmen zeigt auch das gleichartig angeordnete Bindegewebe zwischen zwei Muskelzügen verschiedener Aktionsrichtung, eben-



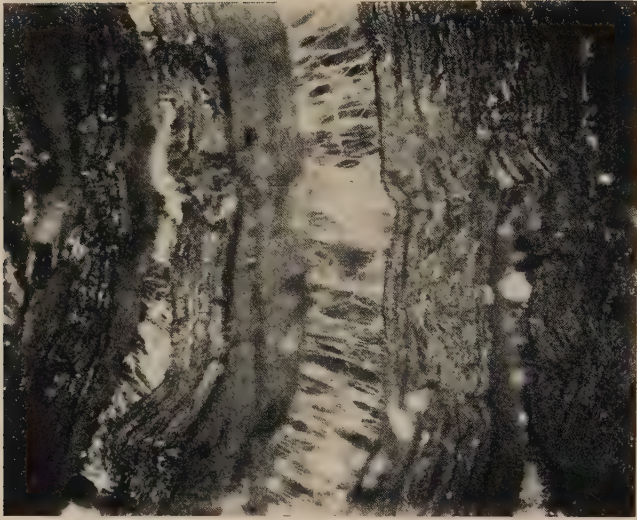


Abb. 28. Struktur des intermuskulären Bindegewebes in der Muskulatur der Zunge, vorderes Dritte Beteiligung der Mm. transversus und verticalis. Unaufgeklebtes Trockenpräparat aus der Zunge eines 4 Monate alten Kindes; sagittal, 120  $\mu$ , Alaunkarmin, Aufnahme im auffallenden Licht, Obj. 11, Ok. 6.



Abb. 29. Struktur des Bindegewebes zwischen einer Gl. apicis linguae und der umgebenden Muskulatur. Aus dem gleichen Präparat wie in der vorhergehenden Abb., Technik wie dort.



falls aus dem vorderen Drittel der Zunge. Sämtliche Präparate stammen aus der Zunge eines vier Monate alten Kindes. Die Strukturen des Bindegewebes sind aber auch schon beim Fetus vorhanden, so daß es sich also auch hier wiederum um Wachstumsstrukturen, die in Funktionsstrukturen übergehen bzw. übergegangen sind, handelt (Benninghoff).

(Die nicht ganz einfache photographische Technik erlaubte nicht, auch fetale Zungen einigermaßen anschaulich darzustellen; andererseits wurde aus grundsätzlichen Erwägungen heraus die photographische Aufnahme der Zeichnung vorgezogen. Den besten Einblick in die Ver-

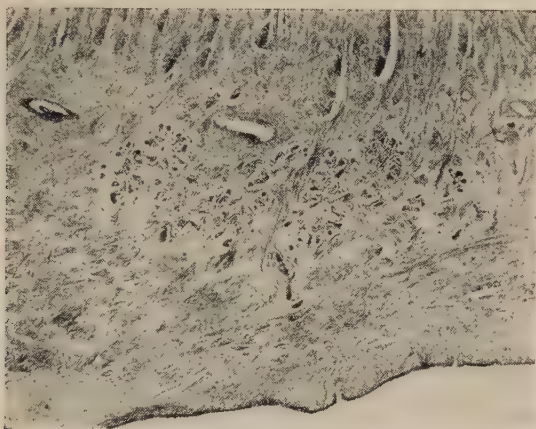


Abb. 30. Gl. apicis linguae. Fetus 215 mm SSL, Übersichtsbild. Die Drüse entwickelt sich innerhalb eines muskulär wohlabgegrenzten, aber nur von wenigen Muskelfasern durchzogenen, im übrigen bindegewebig erfüllten Raumes. Silberimpr., sagittal, 7  $\mu$ , Obj. 3,2, Ok. 6.

hältnisse des Bindegewebes gewährt nach wie vor die Untersuchung ganzer Schnittserien unter dem tiefenscharfen Binokular, während in der mikrophotographischen Aufnahme wie im normalen Mikroskop nur eine geringe Tiefe scharf zu erfassen ist.)

Die Abb. 28 und 29 geben das Bild des Bindegewebes im auffallenden Licht wieder.

Eine weitere Methode zur Darstellung des Bindegewebes ist in der Imprägnation mit Silbersalzen gegeben. — Die Abb. 30 zeigt, daß tatsächlich große muskelfreie Räume in der Zungenspitze für die sich entwickelnde Drüse vorhanden sind.

Bezüglich der Einwirkungsmöglichkeit der Muskulatur auf die Drüsenentleerung liegt für die hinteren wie die vorderen Zungendrüsen eine Angabe Ludwig Ferdinands Prinzen von Bayern (1884) vor, die, wörtlich geäußert, besagt, daß die Drüsen zwischen die Muskeln eingesenkt und allseitig von den quer-

gestreiften Muskelfasern so umgürtet seien, daß dieselben bei ihrer Kontraktion das Sekret auspressen könnten. Nach all dem, was im Zusammenhang dieser gesamten Arbeit über die Stellung des Bindegewebes gesagt wurde, was vor allem auch die sehr aufschlußreichen Untersuchungen Feneis' (1934) — im Zusammenhang der Skelettmuskulatur bezogen sich die entsprechenden Feststellungen dort in erster Linie auf Blutgefäße und Nerven — betrifft, dürfte diese Ansicht nicht mehr unwiderlegt sein; jedenfalls sprechen gegen die Theorie die Struktur des Bindegewebes und die Struktur der Muskulatur, hier einmal ganz abgesehen von der nervösen Komponente, der die Steuerung der Sekretion tatsächlich zufällt. Schaltet man einmal die Bindegewebsstruktur aus dem Kreis der Betrachtung aus und unterstellt die direkte Einwirkung der Muskelkontraktionen auf die Drüsen, so würde damit ein einmaliger Fall derartiger Wirkungen hier vorliegen; denn überall dort, wo muskuläre Kräfte an Entleerungsvorgängen beteiligt sind, handelt es sich um Hohlmuskelorgane — erinnert sei z. B. an den Uterus (Goerttler)! —, die eine ganz bestimmte, in Variationen oft wiederkehrende Konstruktion besitzen, und diese Konstruktion — im Sinne des Hohl Muskels — ist bei der Zunge ganz gewiß nicht gegeben, das haben auch die Untersuchungen R. Dabelows (1950) bewiesen. Aus jenen Untersuchungen geht aber auch eindeutig hervor, daß eine Einwirkung der Muskulatur auf die Sekretion der Drüsen überhaupt ausgeschlossen ist.

#### *Das Verhältnis von Gefäßsystem und Drüsenbaum*

In der Besprechung des Gefäßsystems der hinteren Zungendrüsen war ausführlich auf die Variationsbreite, d. h. die große Anzahl von Möglichkeiten zum Gefäßerwerb seitens einer Drüse hingewiesen worden; die besondere Stellung der hinteren Zungendrüsen, die sich noch im embryonalen Leben ein bereits existierendes Gefäßsystem erschließen müssen, sei hier nochmals in Erinnerung gebracht, erinnert sei aber auch an die großen Speicheldrüsen, die mit ihrem sehr systematisch anmutenden Gefäßsystem sofort den Eindruck eines selbständigen Organs erwecken.

Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei der Zungenspitzendrüse. Mögen zunächst die Abbildungen einiger Injektionspräparate den Aufbau des Gefäßsystems schildern, ehe auf die Ursachen der Formbildung eingegangen wird. In Abb. 31 ist im Frontalschnitt eine Zungenspitzendrüse vom etwa 4 Monate alten Fetus

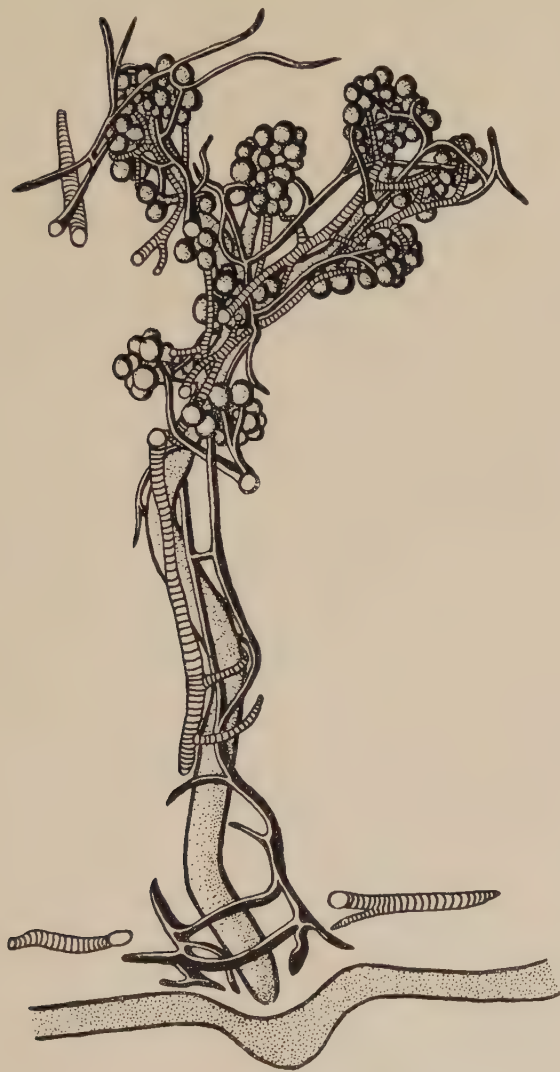


Abb. 31. Gl. apicis linguae mit Gefäßen. Fetus etwa 4 Monate alt. Arterien und Venen von der Ursprungsstelle der Drüse aus als sprossende Gefäße mitgewachsen. Gefäßsystem zunächst zum zentralisierten Typ neigend. Alaunkarmin, Gefäßinjektion, frontal, 150  $\mu$ , Binok. 40/20.

dargestellt. Arterien und Venen begleiten die Drüse von ihrem Ursprungsort aus am Ausführungsgangsystem entlang bis zu den am weitesten vorgedrungenen Sprossen. Sie laufen dabei im wesentlichen dem Drüsenschlauch parallel und verzweigen sich mit diesem, sie kommen dabei an den Sproßenden zum überwiegenden

Teil innerhalb der Drüsenläppchen — soweit solche vorhanden sind — zu liegen. Einzelne Gefäßsprosse eilen dem epithelialen System aber auch voraus und finden Anschluß an andere Gefäße der Umgebung oder verlieren sich unter Kapillarisation in der Muskulatur. Einen ähnlichen, doch bereits weiter differenzierten Entwicklungsstand zeigt die Drüse von einem Fetus von 205 mm SSL (Abb. 32), gewonnen von einem Sagittalschnitt. Auch dort verlaufen — mehrere — Arterien und Venen gemeinsam mit dem Drüsenschlauch. Auffallend ist aber die Einbeziehung größerer Gefäße der Umgebung in das Gefäßsystem der Drüse, und zwar sowohl solcher, die neben der Drüse liegen als auch solcher, die in die Tiefe der Muskulatur ziehen, also über der Drüse liegen; merkwürdigerweise handelt es sich bei den letzteren meistens um Venen. Das gut entwickelte epitheliale System einer oralwärts dieser gelegenen Drüse der gleichen Zunge mit ihrem typischen Gefäßbaum zeigt schließlich die Abb. 33. Hierfür gilt das gleiche wie für die der Abb. 32, der vorhergehenden: zahlreiche, die Drüse bis in ihre Endsprosse begleitende Arterien und Venen, zum Teil Gefäße aus der seitlichen Nachbarschaft, wiederum ein venöses Gefäß an einer Drüsenspitze, fast überall das Bild einer primärzentralen Gefäßversorgung. Beim Vergleich mit anderen Drüsen offenbart sich eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Gefäß-Drüsen-Baum der *Glandula parotis*. Am Rande sei vermerkt, daß auch die *Glandula sublingualis*, die gelegentlich dieser Untersuchungen oftmals mitbeobachtet werden konnte, fast vollständig übereinstimmend gleichartig den beiden vorgenannten Drüsen gebaut ist.

Wie kommt es nun zu diesem Versorgungstypus und worin sind die Ursachen der relativ großen Unterschiedlichkeit — diese um so größer zu beurteilen, da beide Drüsenarten im scheinbar gleichen Milieu wachsen — gegenüber den hinteren Zungendrüsen zu suchen? Man kehrt zur Beantwortung dieser Fragestellung zweckmäßigerweise zu jenem Fall eines Extrems bei einer mucösen Drüse vom Hund zurück, die die erste Berührung mit dem Gefäßsystem erst im Bereich der Muskulatur fand (s. im 1. Abschnitt, S. 105, Abb. 16). Dort war überhaupt kein anderer Gefäßerwerb möglich; in den meisten der anderen Fälle waren es immer nur kleine Gefäße, die die Drüsen begleiteten, die aber auf die Dauer und mit zunehmender Ausdehnung der Drüse die von dieser gestellten Ansprüche nicht erfüllen konnten. Die Form des Gefäßsystems mußte in allen jenen Fällen aus der Tatsache des Vor-



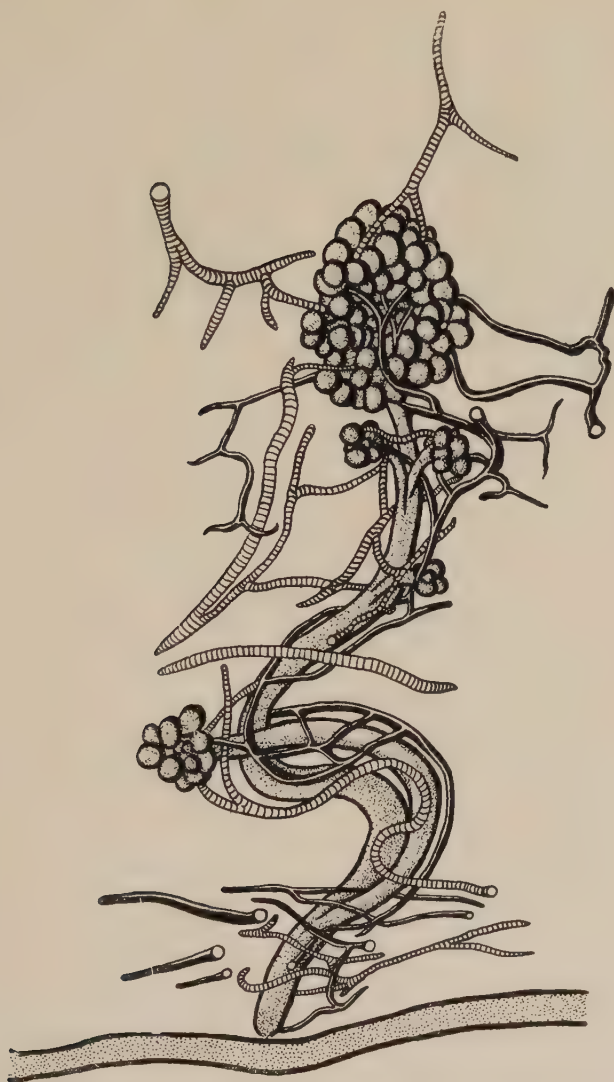


Abb. 32. Gl. apicis linguae mit Gefäßen. Fetus 205 mm SSL. Zahlreiche Gefäße der Umgebung sind mit dem Gefäßsystem der Drüse durch Seitensproß-Anastomosen in Verbindung getreten. Sekundär dezentralisierter Gefäßbaumtyp. Alaunkarmin, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , sagittal, Binok. 40/20.

handenseins eines nur beschränkt nutzbaren oberflächlichen Gefäßnetzes und dessen geringer Entfaltbarkeit, aus der Tatsache, daß kein eigentliches Gefäßmesenchym vorhanden war und von seiten der Drüse aus deren Form und Ansprüchen resultieren. Das führte dazu, daß ein einheitliches System nicht vorhanden und

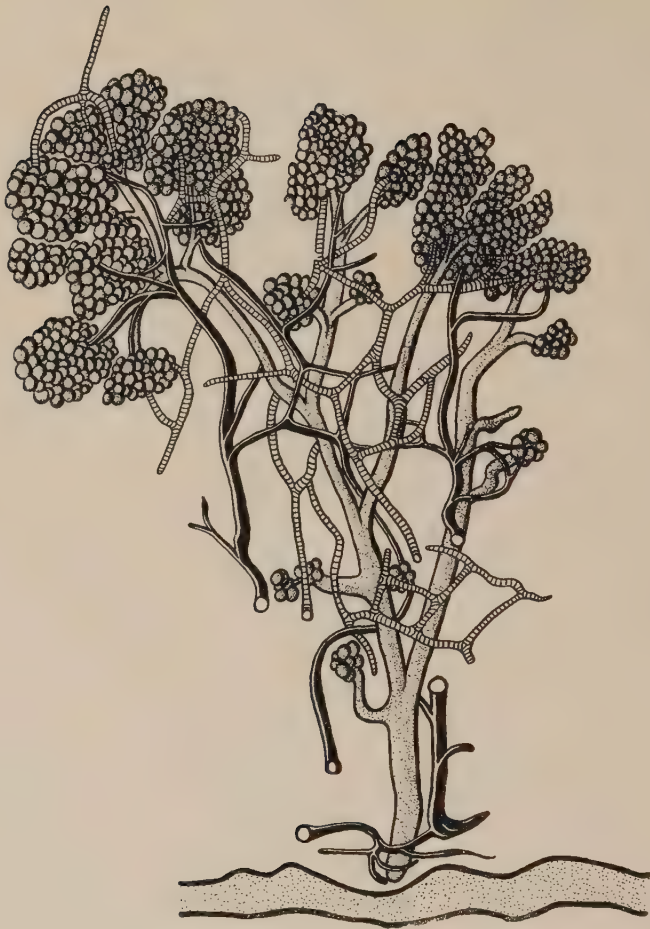


Abb. 33. Gl. apicis linguae mit Gefäßen. Fötus 205 mm SSL. Endgültige Form der Gefäßversorgung: Ursprüngliches (zentrales) Gefäßsystem erhalten geblieben, durch Gefäße der Umgebung ergänzt und damit dezentralisiert. Alaunkarmin, sagittal, Gefäßinjektion, 150  $\mu$ , Binok. 40/20.

daher auch nicht erkennbar war, sondern vielmehr nach den lokalen Gegebenheiten das Vorhandene auf diese oder jene Weise nutzbar gemacht werden mußte.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Drüsenbäumchen an der Zungenspitze. Es ist oben schon bemerkt worden, daß der Entwicklungsraum der Zungenspitzendrüse weit weniger muskulär differenziert ist als der Zungengrund zur Zeit der Entwicklung der dortigen Drüsen. Wenn den einzelnen Zungenspitzendrüsen auch kein so großer, mit Gefäßmesenchym erfüllter Raum zur Ver-

fügung steht wie den großen Speicheldrüsen, so ist doch immer noch so reichlich Gefäßmesenchym vorhanden, daß die Drüse als epitheliales Organ und ebenso ihr Blutgefäßsystem darin ihre individuelle Gestaltung formen können. Daß die Drüse in späteren Entwicklungsstadien mehr und mehr Anschluß an das Gefäßsystem der umgebenden Muskulatur auf dem Wege von Kapillarverbindungen erhält, ändert daran nichts; diese Verbindungen sind nicht als mehr als Anastomosen zu bewerten. — Der eigentliche Gefäßerwerb geht nun so vor sich, daß die vorwachsende Drüse aus dem oberflächlichen Gefäßnetz der Unterfläche der Zungenspitze arterielle und venöse Gefäßäste mit sich nimmt, diese mit ihr mitwachsen und sich an ihr und mit ihr verzweigen. Ob die Gefäße sich direkt der Drüse anschließen oder, noch in Nähe des Drüsenursprungs, ihr durch Bindegewebslenkung zugeführt werden, ist gleichgültig, das letztere ist wahrscheinlicher, zumal viele Gefäße nicht immer streng an den Drüsenbaum angelehnt verlaufen, sondern zeitweise auch eigene Wege gehen. Die Gefäßsprossung, die oft auch noch in den älteren Teilen des Drüsenkörpers ganz gut erkennbar ist, verläuft im wesentlichen so, wie es A. Dabelow (1933/34) bereits ausführlich für die großen Speicheldrüsen beschrieben hat, daß nämlich die Arterien jeweils von mehreren Venen umgeben und mit ihnen durch Anastomosen verbunden sind (Abb. 34). Möglich ist diese Gefäßsprossung aber nur auf dem Boden eines Mesenchyms, das, im Hinblick auf die sprossende Vaskularisation, auch als Gefäßmesenchym bezeichnet werden kann. Unerwähnt ist noch die Herkunft der seitlich und von der Drüsen Spitze kommenden Gefäße geblieben; auch sie ist im Sinne der Gefäßsprossung zu erklären, indem die den Gefäßbau betreibenden Venen natürlich auch Anastomosen in die Umgebung

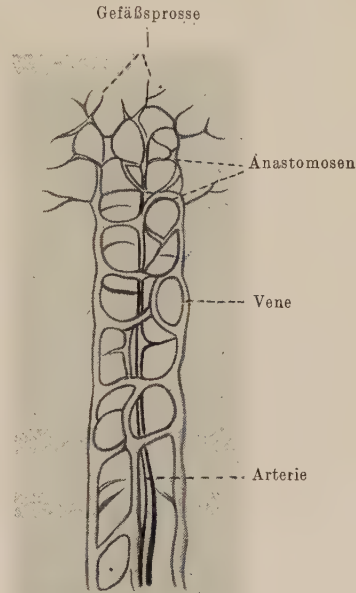


Abb. 34. Typ einer Gefäßsprossung (Parotis von Kaninchen). (Aus A. Dabelow, 1933/34.)

aussenden und so die Verbindung zu anderen Gefäßen der Umgebung herstellen. Das ist in gleicher Weise zum Beispiel der Fall bei der Glandula parotis, nicht allerdings bei der Glandula submandibularis, was auf die Beteiligung der Drüsenkapsel zurückzuführen ist; die Gl. submandibularis besitzt bekanntlich eine sehr ausgeprägte bindegewebige Kapsel, die die Drüse von vornherein auf die einmal erworbenen Gefäße beschränkt, indem sie eine Verbindungsaufnahme der intrakapsulären Gefäße mit den extrakapsulären nicht ermöglicht, während die Gl. parotis keine Drüsenkapsel besitzt und zu den angestammten Gefäßen immer neue noch hinzu-erwerben kann; der gleiche Fall liegt auch, wie gesagt, bei der Glandula apicis linguae vor, denn auch sie besitzt keine Drüsenkapsel. Zusammengefaßt kann man sagen, daß die Zungenspitzen-drüse ein spezielles Gefäßversorgungssystem besitzt, das sie ihrer relativ frühen Genese, dem Vorhandensein eines Mesenchyms und der in der Zungenspitze langsamer als in weiter rückwärtig gelegenen Partien fortschreitenden muskulären Differenzierung oder — wenn man will — Organisation verdankt. — Über die Beziehungen der Gefäße zum Bindegewebe als Interstitium ist im ersten Abschnitt eingehend berichtet worden.

*Ein Fall von abnormer Lokalisation einer Glandula apicis linguae*

Bei der Untersuchung der zahlreichen Schnittserien wurde der eigentümliche Fall der Entwicklung einer Glandula apicis linguae direkt von der Zungenspitze aus festgestellt. Es handelt sich um die Zunge von einem Fetus von 200 mm SSL. Der Schnitt ist in einer Dicke von 150  $\mu$  sagittal durch die Zunge geführt worden und gehört der linken Zungenhälfte an. Da ein derartiger Fall in der Literatur noch nicht beschrieben worden ist, darf der vorliegende hier wohl mitgeteilt werden. Der fragliche Schnitt ist in Abb. 35 mikrophotographisch wiedergegeben. Unter den übrigen Zungen, die im Verlaufe der Bearbeitung beider Abschnitte dieser Arbeit untersucht worden sind, hat sich kein einziger gleichartiger Fall gefunden, es handelt sich hier also ganz zweifellos um einen Zufallsbefund, eine seltene Entwicklungsverschiebung, wie sie gelegentlich auch an anderen Organen zu beobachten ist. Immerhin gibt diese Eigenartigkeit aber doch Veranlassung, kurz einmal auf die Phylogenie der Zungenspitzen-drüse einzugehen. Da mit einem derartigen Fall nicht gerechnet werden konnte, ist die Zunge auf Mündungsstellen und äußere Verhältnisse hin vorher nicht unter-



sucht worden; es ist somit auch nicht festgestellt, ob sich die Drüse im Gebiete der Plica fimbriata oder außerhalb dieser entwickelt hat, letzteres ist an sich unwahrscheinlich, da im allgemeinen die Mündungen der Drüsen stets auf der Plica fimbriata lokalisiert sind.

Gegenbaur (1884) hat betont, daß die Plica fimbriata „in sehr verschiedenen Formzuständen vorkommt“. Es ist möglich, daß diese Plica sich mehr oder weniger der Zungenspitze nähern und



Abb. 35. Ein Fall von abnormer Lokalisation einer Glandula apicis linguae aus der Zunge eines Fötus von 200 mm SSL. Die Drüse hat sich direkt von der Zungenspitze aus entwickelt, strebt aber auch in den der Drüse vorbehaltenen Entwicklungsraum hinein. Besprechung im Text.  
Alaunkarmin, sagittal, 150  $\mu$ , Obj. 3,5, Ok. 6.

auch in sie auslaufen kann. Unterstellt man, daß im vorliegenden Falle tatsächlich eine abnorme Verlängerung der Plica fimbriata vorhanden ist, so ergeben sich daraus phylogenetisch interessante Gesichtspunkte:

Das Gebiet der Plica fimbriata vergleicht Gegenbaur mit dem der Unterzunge zugehörigen Raum. Oppel (1900) hält es für denkbar, daß die Entstehung der Unterzunge hervorrufenden Bedingungen auch die Erhaltung der Drüsen, vielleicht auch deren Vergrößerung oder gar Neubildung begünstigen; er macht dabei das Vorhandensein der Unterzunge aber nicht zur Bedingung. Damit ist aber nicht gesagt, daß das Gebiet der Plica fimbriata nicht doch eine Prädilektionsstelle für die Entwicklung von Drüsen-

anlagen der Zungenspitzendrüse sein könnte. Betrachtet man nun mit Gegenbaur und Oppel die adenovalenten Stellen den muskularisierten gegenüber als den weniger veränderten Teil der Zunge, so erklärt sich auf diesem Umwege die individuelle Gesamtorganisation der Drüse einschließlich ihrer Gefäße, wie sie hier beschrieben wurden, d. h. daß die Zungenspitzendrüse den Einfluß ihres phylogenetisch überlegenen Integritätspotentials noch geltend zu machen vermag. So dürfte auch das bei der hier dargestellten, von der Norm abweichenden Form sein; daß diese Drüse ganz ihren an den üblichen Stellen entstandenen Geschwistern entspricht, also wohl auch von der gleichen Grundlage ausgegangen sein muß und demnach eine Ausweitung der Plica fimbriata wahrscheinlich vorlag.

Rückblickend und beschließend darf gesagt werden, daß auch in der hier betrachteten kleinen Region aus vielen Einzelteilen ein sinnreiches System als Glied nur eines größeren zusammengefügt ist. Auch ist es erkenntlich geworden, wie phylogenetisches Erbteil und ontogenetisch erworbene Struktur ein System wechselseitiger Beziehungen, ein „korrelatives Nebeneinander“, aufzubauen imstande sind, das im Lebenden als ein funktionelles System offenbar wird. Wenn die Beziehungen der bisher als Bausteine betrachteten Einzelteile — Drüsen, Muskeln, Gefäße — überhaupt ein wenig geklärt werden konnten, so war das letztlich nur möglich durch die Erkennung der Bindegewebsstruktur. In vollendeter Eigenkonstruktion setzt das Bindegewebe auch hier alle Teile des Organs zu einem funktionellen System zusammen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. med. et phil. nat. A. Dabelow, möchte ich für die lebenswürdige Überlassung des Themas und für seine mir zu jeder Zeit geliehene Unterstützung und Förderung meinen herzlichsten Dank sagen.

### Ergebnisse der Untersuchungen

Die Untersuchung hatte zum Ziel, den Entfaltungsmechanismus der Zungendrüsen und ihre Korrelationen zu den umgebenden Geweben aufzuklären. — Es wurde festgestellt, daß Drüsen und Muskulatur sich in ihrer Formgestaltung gegenseitig beeinflussen können, daß insbesondere die Formwerdung der verschiedenen Drüsen erst aus den Einwirkungen der Muskulatur in Verbindung mit den den Drüsen eigentümlichen Entwicklungspotentialen re-

sultiert, und zwar bei serösen, mucösen und den gemischten Spitzendrüsen in jeweils spezifischer Weise. Eine besondere Rolle spielt bei der Formwerdung der Spitzendrüse und ihres Gefäßsystems außerdem das Gefäßmesenchym, das im hinteren Zungenbereich zur Zeit der Drüsenentwicklung nicht mehr wirksam ist. — An die Stelle der sympodialen Dichotomie als vorherrschende Entfaltungsart bei den hinteren Zungendrüsen tritt bei der Spitzendrüse nach anfänglich ebenfalls dichotomischer Verzweigung zur Ausfüllung des der Drüse gebotenen Raumes die polymerische Anordnung der sezernierenden Teile. Dabei ist bei allen Drüsen die Entfaltung kein gleichmäßiger, kontinuierlicher Ablauf, sondern eine Folge verschiedenartiger, durch Differenzierungsvorgänge und Umgebungswirkungen beeinflusster Entwicklungsabschnitte.

Das Bindegewebe stellt für die Zungendrüsen einen wichtigen, gut durchkonstruierten Aufhänge- und Schutzapparat dar, dessen Differenzierungsgrad bei der Spitzendrüse wegen der wesentlich exponierteren Lage höher ist als bei den hinteren Zungendrüsen. Der Meinung, daß die Muskulatur wesentlichen Anteil an der Auspressung des Drüsensekretes nehme, kann nicht zugestimmt werden, weil auf Grund der erkannten Muskel- und Bindegewebsstrukturen derartige Wirkungen als mechanisch nicht möglich erscheinen; ganz abgesehen von Noxen, die bei direkter Einwirkung der kontraktile Muskeln auf die Drüsen erwartet werden müßten. In früheren Entwicklungsabschnitten ist auch die Leitfunktion des Bindegewebes für Drüsen- und Gefäßentwicklung deutlich erkennbar.

Im Bereich des Gefäßsystems wurde aufgezeigt, wie die hinteren Zungendrüsen verschiedene Möglichkeiten der Gefäßversorgung besitzen und wie der Gefäßerwerb aus einem praeexistenten Gefäßsystem heraus vor sich geht, während die Spitzendrüsen von eigenen, schon im Beginn ihrer Entwicklung an der Unterfläche der Zungenspitze erworbenen Arterien und Venen begleitet werden. Bei letzterer wachsen die Gefäße mit der Drüse mit und verzweigen sich mit und an ihr bis in die äußersten Sproßenden hinein; der Wachstumstypus der Gefäße und der Drüse schaffen ein zunächst noch zentralisiertes Gefäßsystem, das dann allerdings durch Gefäßsprossungen auch Anschluß an Gefäße der Umgebung, meist sind es Venen, gewinnt und so zum dezentralisierten Gefäßsystem wird, während das der hinteren Zungendrüsen auf der niedrigeren Stufe des diffusen Systems blieb.

Die speziellen Befunde bei den Zungendrüssen wurden zu den Entwicklungs- und Entfaltungsverhältnissen anderer Drüsen, vorwiegend der Parotis und der Mamma, in Beziehung gesetzt und ausgiebigen Vergleichen unterzogen.

Ein abnormer Ursprungsort für eine Zungenspitzendrüse wurde als Zufallsbefund demonstriert; an Hand dieses Falles konnte auch kurz auf die Zusammenhänge zwischen Phylogenie und ontogenetisch gewachsener Struktur eingegangen werden.

Die Zusammenfassung der Einzelbefunde hat ergeben, daß bestimmte Wachstumsstrukturen vorliegen, die später Funktionsstrukturen darstellen. Die Korrelationen zwischen Drüsen, Muskeln, Gefäßen wurden als durch das Bindegewebe zusammengesetztes funktionelles System erkannt.

### **Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System (IV. Drüsen)**

#### **Zusammenfassung**

Die Form der Zungendrüsen resultiert aus dem eigenen Entwicklungspotential und der Einwirkung der spezifischen Umgebung. Alle drei Drüsenarten haben verschiedene Gestalt. Die hinteren Zungendrüsen besitzen ein diffuses, die Spitzendrüsen ein dezentralisiertes Gefäßsystem. Das Bindegewebe besitzt Aufhänge-, Schutz- und Leitfunktionen und setzt mittels seiner Eigenkonstruktion die Einzelelemente zu einem funktionellen System zusammen.

### **Предварительное изучение языка как функциональная система (IV. железы)**

#### **Краткое содержание**

Форма желез языка является результатом собственного эволюционного потенциала и воздействия специфической среды. У всех трех видов желез различная форма. Задние железы языка обладают распространенной, а передние — децентрализованной сосудистой системой. Соединительная ткань обладает поддерживающей, предохраняющей и проводящей функциями и, на основании своего собственного строения, она соединяет отдельные элементы в единую функциональную систему.



## Preliminary Studys on the Tongue as a Functional System (IV. Glands)

### Summary

The shape of the glands of the tongue results from their own developmental potential and the action of the specific medium. Each of the three kinds of the glands has a different shape. The glands of the back end of the tongue have a diffuse, those of the tip a decentralised vascular system. The conjunctive tissue has supporting, preserving and conducting functions and, owing to its own structure, it unites the single elements to a functional system.

## Etudes préliminaires sur la langue comme système fonctionnel (IV. Glandes)

### Résumé

La forme des glandes linguales résulte du propre potentiel de développement et de l'action exercée par le milieu ambiant spécifique. Les trois ordres des glandes sont chacun de forme différente. Les glandes linguales postérieures possèdent un système vasculaire diffus, celles de la pointe un décentralisé. La fonction du tissu conjonctif est de suspendre, de protéger et de conduire. Au moyen de sa construction propre, il compose des éléments isolés un système fonctionnel.

### Schrifttum

Baumgartner, E. A.: The Development of the Serous Gland (v. Ebners) of the Vallate Papillae in Man.-*Americ. Journ. o. Anatomy* 22 (1917). — Bayern, Ludwig Ferdinand Prinz von: Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie. München (1884). — Benninghoff, A.: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von W. v. Möllendorff, Bd. VI/I, Blutgefäße und Herz (1930). — Ders.: Die Anatomie funktioneller Systeme. *Morph. Jb.* 65 (1930). — Ders.: Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes. *Anat. Anz.* 72, Erg.-H. (1931). — Ders.: Bauprinzipien des Bindegewebes und der Muskulatur und ihre funktionelle Bedeutung. *Verh. dtsh. Orthopäd. Ges.* 30. Kongr. Köln/Rh. (1935). — Ders.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1 (1942). — Blandin, Ph. Fr.: *Arch. gén. Méd.* 1, nach Oppel (1823). — Ders.: *Traité d'anatomie topographique*, 2, édit., Paris, nach Oppel (1834). — Carmalt, Churchill: A contribution to the anatomy of the human adult salivary glands. *Contributions to the anatomy and development*

of the salivary glands in the mammalia. (Studies in cancer and allied subjects.) Conducted under the George Crocker Special Research fund at Columbia University. Volume IV. Columbia University press. New York (1913). — Dabelow, A.: Der Entfaltungsmechanismus der Mamma. I. Das Verhalten von Gefäßsystem und Drüsenbaum während der Laktationsentwicklung der Mamma bei Maus, Ratte, Meerschweinchen und Kaninchen. *Morph. Jb.* **73**, H. 1 (1933). — Ders.: Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklung einiger Drüsen, ihrer Gefäßbäume und ihrem Verhalten zum umgebenden Gewebe. *Anat. Anz.* **78**, Erg.-H. (1934). — Ders.: Der Entfaltungsmechanismus der Mamma. II. Die postnatale Entwicklung der menschlichen Milchdrüse und ihre Korrelationen. *Morph. Jb.* **85** (1941). — Ders.: Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System, Teil II. Festschrift für Benninghoff. (1950). — Dabelow, G.: Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System, Teil III. Festschrift für Benninghoff. (1950). — Dabelow, R.: Vorstudien zu einer Betrachtung der Zunge als funktionelles System, Teil I. Festschrift für Benninghoff. (1950). — Ebner, V. Ritter von: Die acinösen Drüsen der Zunge. Graz (1873). — Feneis, H.: Über die Anordnung und die Bedeutung des Bindegewebes für die Mechanik der Skelettmuskulatur. *Morph. Jb.* **76** (1935). — Flint, J. M.: Das Bindegewebe der Speicheldrüsen und des Pankreas und seine Entwicklung in der Gld. submaxillaris. *Arch. Anat. Phys.* (1903). — Gegenbaur, C.: Über die Unterzunge des Menschen und der Säugetiere. *Morph. Jb.* **9** (1884). — Ders.: Zur Phylogenese der Zunge. *Morph. Jb.* **21**, H. 1 (1894). — Gmelin: Zur Morphologie der Papillae vallatae und foliatae. *Arch. mikr. Anat.* **40** (1892). — Göppert, E.: Entwicklung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte, Bd. II/1 (1902). — Gråberg, J.: Beiträge zur Genese des Geschmacksorgans des Menschen. *Morph. Arb.* **8** (1898). — Häggqvist, Gösta: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen. Herausgegeben von W. v. Möllendorff, Bd. II/3, Gewebe und Systeme der Muskulatur (1931). — Hammar, J. A.: Notiz über die Entwicklung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen. *Anat. Anz.* **19** (1901). — Heidenhain, M.: Neue Grundlegung zur Morphologie der Speicheldrüsen. *Anat. Anz.* **52** (1920). — Ders.: Über die teilungsfähigen Drüseneinheiten oder Adenomen sowie über die Grundbegriffe der morphologischen Systemlehre, zugl. Beitrag V zur synthetischen Morphologie. Berlin (1921). — Hellmann, T. J.: Die Genese der Zungenpapillen beim Menschen. *Upsala Läkareförenings Förhandlingar*, Ny Följd. (1920/21). — Heringa, G. C.: Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes. *Anat. Anz.* **72**, Erg.-H. (1931). — His, W.: Über die Entstehung der Speicheldrüsen und die ersten Zahnanlagen. *Menschl. Embryonen*, Teil III. *Zur Gesch. d. Org.*, Leipzig (1885). — Hjelmman, Göran: Zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Glandula apicis linguae (Blandin-Nuhn) beim Menschen. *Acta Societatis Medicorum Fennicae „Duodecim“* (Suomalaisen Lääkäriseuran duodecim'in Toimituk-

sia). Ser. A., Tom. XXII. Helsinki (1941). — Höhl, E.: Über das Verhältnis des Bindegewebes zur Muskulatur. Anat. Anz. 14 (1898). — Hou-Jensen, H.-M.: Die Papillae foliatae des Menschen. Z. Anat. u. Entw.gesch. 102 (1934). — Lubosch: Inhalt und Grenzen des neu aufgestellten Begriffs „Funktionelles System“, dargelegt an der Anatomie der Chamaeleonzunge. Anat. Anz. 72, Erg.-H. (1931). — Maximow, A.: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von W. v. Möllendorff, Bd. II/1, Bindegewebe und blutbildende Gewebe (1927). — Nuhn, A.: Über eine bis jetzt noch nicht näher beschriebene Drüse im Innern der Zungenspitze. Mannheim, nach Oppel (1848). — Oppel, A.: Zur Topographie der Zungendrüsen des Menschen und einiger Säugetiere. Festschrift f. v. Kupffer, Jena (1899). — Ders.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie (1900). — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie, III. Abschnitt. Bergmann (1924). — Pons-Tortella, E.: Zur Entwicklung der Form und der Muskulatur der Zunge beim Menschen. Z. Anat. u. Entw.gesch. 105, 1 (1935). — Schaffer, J.: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von W. v. Möllendorff, Bd. II/1, Das Epithelgewebe (1927). — Schulte, H. v. W.: The development of the human salivary glands (s. Carmalt). (1913). — Schumacher-Mariénfrid, S. v.: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von W. v. Möllendorff, Bd. V/1, Die Zunge, Die Mundhöhle (1927). — Strasburger, E.: Lehrbuch der Botanik, II. Aufl., Fischer, Jena (1895). — Studnička, F. K.: Über die Beziehungen zwischen Muskelfasern und Bindegewebsfibrillen. Z. Zellforsch. usw. 26, 1 (1937). — Tuckerman, F.: The anatomy of the Papilla foliata of human infant. J. Anat. Physiol., XXII, T. 18 (1888). — Ders.: On the gustatory organs of some of the Mammalia. J. Morphol., Vol. 4, nach Oppel (1890). — Wassermann, F.: Diskussionsbemerkung zum Vortrag Dabelow, Kongreß Anat. Ges. Breslau (1934). — Ders.: Über das Wachstum von Drüsen in abgeänderter Umgebung. Vorl. Mitt. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol., München, Jg. 44 (1935). — Ders.: Über die Entwicklung der Drüsen des Zungengrundes bei der Maus (angekündigt Kongreß Anat. Ges., Breslau 1934; nicht zugänglich gewesen!). — Weber, E. H.: Beobachtungen über die Struktur einiger konglomerierten und einfachen Drüsen und ihre erste Entwicklung. Arch. Anat. u. Phys. (1827). — Zimmermann, K. W.: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen, herausgegeben von W. v. Möllendorff, Bd. V/1, spez. u. allgem. Teil (1927).

*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes-Gutenberg-Universität, Mainz,  
Direktor: Prof. Dr. med. et phil. A. Dabelow*

# Der Bau der Regenbogenhaut beim Menschen und einigen Säugern<sup>1</sup>

(1. Beitrag zur funktionellen Anatomie des Auges)

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Von

**Dr. med. Hans Rohen**

(wissenschaftl. Assistent des Instituts)

Mit 20 Textabbildungen

## Inhaltsübersicht

	Seite
I. Fragestellung . . . . .	140
II. Methoden und Material . . . . .	143
III. Untersuchungsergebnisse . . . . .	144
1. Die Regenbogenhaut der Säuger mit runder Pupille (Hund, Kaninchen, Meerschweinchen) . . . . .	144
a) Die Faserarchitektur der Regenbogenhaut und ihre Be- ziehungen zum Gefäß- und Muskelsystem . . . . .	144
b) Der gewebliche Umbau der Iris unter der Funktion . .	154
2. Der Bau der menschlichen Iris . . . . .	159
3. Die Regenbogenhaut der Säuger mit längs- und quer- ovaler Pupille (Rind, Schwein, Schaf, Pferd, Katze) . .	164
a) Allgemeiner Bauplan . . . . .	164
b) Der feinere Bau der Regenbogenhaut bei den einzelnen Tierarten . . . . .	172
IV. Zusammenfassung . . . . .	175
V. Literaturverzeichnis . . . . .	178

Die Regenbogenhaut des Menschen wie auch vieler Tiergattungen ist häufig und eingehend auf ihren histologischen Feinbau untersucht worden (I. Michel 1875 und 1881, E. Fuchs 1885, Koga-

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung der Mainzer Akademie der Wissenschaften und Literatur.



nei 1885, Zietschmann 1905, K. Münch 1906, Richter 1909 und 1911, Wolfrum 1922 und 1926 u. a.). Allein es muß geltend gemacht werden, daß die bisherigen feinhistologischen Befunde, die vorwiegend an radiären Durchschnitten gewonnen worden sind, eine befriedigende Erklärung für den Funktionsmechanismus der Regenbogenhaut nicht geben konnten.

Die Regenbogenhaut ist ja — wie jedes Organ des Organismus — ein außerordentlich kompliziertes Gefüge verschiedenartiger Gewebe, die sich zu einer reibungslos zusammenarbeitenden Ganzheit ineinandergliedern. Gerade an dieser Stelle hat das Ausmaß dieser Formveränderungen die Forscher immer wieder beeindruckt. Wenn z. B. der Pupillardurchmesser bei einer Erweiterung von 1,0 auf 10,0 mm, also auf das 10fache zunimmt, so vergrößert sich die Pupillenfläche zu gleicher Zeit ungefähr um das 45fache, während die Irisfläche — vorausgesetzt ein Gesamtradius von der Iriswurzel bis zur Pupillenmitte von 6 mm — von 111,27 qmm auf 34,54 qmm schrumpft, also um mehr als das 3fache abnimmt. Dieser Flächenverlust bei Mydriasis führt aber nicht zu einer entsprechenden Dickenzunahme der Iris, wie schon K. Münch (1906) und E. Fuchs (1885) betont haben. So hat z. B. E. Fuchs angegeben, daß „wenn die Iris sich um das Doppelte verbreitert, ihre Dicke nur um  $\frac{1}{5}$  bis höchstens  $\frac{1}{3}$  abnimmt“. Andererseits muß die Iris in unserem Beispiel bei Pupillenverengung plötzlich 76,73 qmm Fläche bilden, wobei sie in der mydriatischen Ausgangsstellung selbst nur 34,54 qmm Fläche eingenommen hatte; sie muß also mehr als das Doppelte ihrer eigenen vorherigen Flächenausdehnung „neu bilden“.

Diese für das kleine Organ großen inneren Formveränderungen fordern einen geweblichen Zusammenhang, der auf das genaueste aufeinander bezogen und abgestimmt sein muß. Bindegewebe, Muskulatur, Nerven- und Gefäßsystem müssen so ineinandergegliedert sein, daß diese ständige „Flächenbildung“ und „Flächenschrumpfung“ mit jeder Zwischenstufe möglich wird, d. h. alle Bauelemente müssen im Sinne eines funktionellen Systems (Benninghoff 1930) zusammenwirken.

Einer solchen Auffassung stehen die bisherigen Anschauungen über den Bau der Iris entgegen und fordern eine Untersuchung vor allem in der Dimension des makro-mikroskopischen Raumes (Benninghoff) unter besonderer Berücksichtigung des Flächenschnittes; denn die Regenbogenhaut ist sozusagen ein „Flächen-

organ“, und in der Flächenausbreitung spielen sich ihre wesentlichsten Gestaltveränderungen ab.

Damit ergeben sich alle jene Fragestellungen, die sofort entstehen, wenn man nicht ein Gewebe als einzelnes, sondern den Zusammenhang mehrerer Gewebe zu einem Funktionsganzen in den Mittelpunkt der Untersuchung stellt.

Wie ist es z. B. möglich, daß Gefäßsystem, Bindegewebe und Muskulatur sich beim Pupillenspiel so rasch und gleichmäßig umbauen können, ohne daß partielle Anämien, Überlagerungen oder Hemmungen eintreten? Und wie erfolgt dieser Umbau im einzelnen? In welcher Weise kann das Bindegewebe, das ja fast ausschließlich kollagener Natur ist, diesen Bewegungen entsprechen? Die Vorstellung vom Bindegewebe als einer ungeordneten Füllmasse (E. Fuchs 1885, Wolfrum 1926, K. A. Barth 1927, V. Franz 1934, Lauber 1936 u. a.) kann dieser Bedeutung nicht gerecht werden.

Wolfrum (1926) vergleicht z. B. das Bindegewebe der Iris „mit einer im Wasser schwebenden Watteflocke“ und findet es erklärlich, daß auf diese Weise den Verlagerungen beim Pupillenspiel der minimalste Widerstand entgegengesetzt würde und gerade dadurch sich das Gewebe „bald ausbreiten, bald ohne wesentliche Faltenbildung zusammendrängen“ lasse (Lauber 1936). Ein ungeordnetes Bindegewebe — und das ist ja durch den Vergleich mit einer Watteflocke eigentlich ausgedrückt — stellt aber einer Bewegung nicht den minimalsten, sondern den maximalsten Widerstand entgegen. Ebenso unvereinbar mit dem Funktionsmechanismus der Iris ist die Vorstellung vom radiären Bau des Stromas und Gefäßsystems, an der bis heute fast alle Autoren festgehalten haben. Hätte die Regenbogenhaut ein — in welcher Art auch immer radiär angeordnetes Bindegewebsystem, so müßte jede extreme Miosis zu einer Anspannung oder Zerreißung der Fasern führen oder umgekehrt bei Mydriasis überschüssige Faseranteile und damit Funktionshemmungen entstehen.

Die Iris aber leistet diesen Umbau im lebenden Organismus mit unglaublich fein abstufbarer Präzision, wie sie für den optischen Prozeß erforderlich ist.

Von diesen Fragestellungen aus habe ich mir — auf Anregung von Professor Dabelow — die Aufgabe gestellt, die morphologischen Grundlagen dieses Funktionsmechanismus der Regenbogenhaut bei Mensch und Tieren zu untersuchen.

## Methoden und Material

Als Material dienten meist isolierte Irides frisch entnommener Augen. Seltener waren Totaleinbettungen nötig.

Um einen räumlichen Einblick in den Bau der Regenbogenhaut zu bekommen, habe ich vor allem — nach Fixation in Formol, Susa und Szent Györgyi — dicke Schnitte (50—200  $\mu$ ) angefertigt und nach den üblichen Methoden, besonders mit Azan, Orcein, Resorzin-Fuchsin und Pasini gefärbt. Dabei hat sich mir auch die Modifikation der Azanfärbung nach R. Stieve (1949) d. h. die längere Beizung in Phosphorwolframsäure (12—24 Std.) bei den dicken Schnitten gut bewährt. Meist genügte es, statt in Anilinalkohol, sofort in Phosphorwolframsäure zu differenzieren. Für die Betrachtung leistete das neue Stereomikroskop von Zeiß-Opton ausgezeichnete Dienste, wie auch das normale Polarisationsmikroskop.

Zur Untersuchung des strukturellen Aufbaus mußten besonders Flachsschnittserien angefertigt werden, die eine Übersicht vom Pupillarrand bis zur Iriswurzel ermöglichen und dennoch in der gleichen Schnittebene gelegen waren. Für diese Aufgabe erwiesen sich Celloidin- und Paraffineinbettungen als unzureichend, da sie fast nie eine völlige Flächenausbreitung des Gewebes ermöglichen und daher meist zu Schräg- oder Querschnitten führen. Dagegen konnte durch einen kleinen Kunstgriff die Gefriermethode mit gutem Ergebnis angewandt werden. Es wurde nämlich eine kleine Menge Wasser auf dem Objektisch eingefroren und angeschnitten. Auf diese Weise entstand eine absolut horizontale Schnittebene, auf der die frisch isolierte Regenbogenhaut flach ausgebreitet und geschnitten werden konnte. So bekommt man mit großer Sicherheit vollständige Flachsschnitte durch die gesamte Iris, selbst wenn es sich um relativ große Objekte wie beim Rind, Schaf, Schwein usw. handelt. Allerdings ist eine sorgfältige „ebene Fixierung“ erforderlich. Selbstverständlich ist diese Schnitttechnik nicht für feinhistologische Untersuchungen an dünnen Schnitten geeignet.

Zur Depigmentation reichte die Anwendung von 3% Wasserstoff-superoxyd nach Hueck (1912) aus. Meist habe ich nach dem Vorschlag von A. Strauß (1932) zur Beschleunigung des Prozesses noch einige Tropfen Kalilauge zugesetzt, ohne daß die Färbbarkeit wesentlich beeinträchtigt worden wäre. Für sehr dicke Präparate und Stückdepigmentation besonders bei Tusche-injiziertem Material habe ich mit ausgezeichnetem Erfolg das neuerdings von den Behringwerken herausgebrachte Chloratren verwandt. Hier leidet jedoch leicht die Färbbarkeit des Gewebes. Die mildeste Methode ist die Wasserstoffsuperoxyddepigmentation. Da sie bei Stückdepigmentation oft 2—3 Tage in Anspruch nimmt, so kann man die allmählich steigende Durchsichtigkeit sozusagen als Untersuchungsmethode benützen. Da die Pigmentzellen fast alle anderen Gewebsformationen begleiten und in ihrer strukturellen Anordnung gleichsam wie ein Negativ abbilden, gelingt es bei vorsichtiger stufenweiser Depigmentation und geeigneten Objekten auf diese einfache Weise gelegentlich einen überraschenden Einblick in

die konstruktive Bauweise der Regenbogenhaut zu bekommen (s. Abb. 1 und 2). So gewonnene Präparate sind mit „halbdepigmentiert“ gekennzeichnet.

Zur Klärung der Bindegewebsstrukturen wurden Trockenpräparate nach Semper mit allen von H. Becher (1932) und E. Fischer (1933) ausgearbeiteten Modifikationen angewandt.

Zur Erlangung verschiedener Funktionszustände (maximale Mydriasis und Miosis) genügten die bisher beschriebenen Methoden von H. Richter (1909 und 1911) und seinen Schülern (Raselli 1923, Barth 1927) nicht. Injektionen von Pharmaka und Formol in die vordere Augenkammer erwiesen sich im Rahmen dieser Untersuchung als unzuweckmäßig, da sich die Iris schon bei geringen Inhaltsänderungen des Kammerwassers ausweitete und verlagerte, was eine spätere Flächenuntersuchung unmöglich macht. Ich habe am überlebenden Auge nach rascher äquatorialer Eröffnung des Bulbus und Entfernung von Linse und Glaskörper meist eine extreme Miosis erzeugen können, wenn der gesamte vordere Bulbusabschnitt in eine starke Physostigminlösung (0,4/10,0 oder 0,04/10,0) gelegt wurde. Doch erreicht man einen sicheren Effekt auch nur, wenn das Auge noch lebensfrisch entnommen werden kann. Um individuelle Unterschiede auszuschließen, habe ich nach dem Vorbild von H. Richter (1911) die Regenbogenhaut beider Augen desselben Tieres in verschiedenen Funktionszuständen fixiert. Dies gelingt, wenn man das eine Auge in der Narkosemydriasis läßt und das andere in Physostigminlösung legt.

Das Gefäßsystem wurde durch Injektionen mit Perltusche nach einer von Herrn Prof. Dabelow ausgearbeiteten Methode dargestellt.

Für die Überlassung von Material und Literatur danke ich besonders Herrn Prof. Jess und Herrn Dr. Wagner, sowie den Herren Prof. Klinge und Prof. Kreyenberg (alle Universität Mainz).

## Untersuchungsergebnisse

### Säuger mit runder Pupille (Hund, Kaninchen, Meerschweinchen)

#### Die Faserarchitektur der Regenbogenhaut und ihre Beziehungen zum Gefäß- und Muskelsystem

Tierisches Material bietet insofern einen günstigeren Ausgangspunkt für die konstruktive Untersuchung der Regenbogenhaut, als hier im allgemeinen durch die kräftigere Ausbildung aller Gewebe, insbesondere des Bindegewebes, übersichtlichere und leichter zugängliche Verhältnisse vorliegen. Zum Vergleich mit dem Menschen kommen jedoch zunächst nur Tiere mit runder Pupille in Betracht. Bei dem horizontalen Bau des vorderen Augenabschnittes der Marder, Wiederkäuer, Mangusten, von Pferd, Schwein u. a. (M. K. Schneider 1930/31) oder dem vertikalbetonten Auge der Feliden liegt ein komplizierterer, abgewandelter



Bautypus vor. Im Vergleich mit diesen Verhältnissen zeigt sich, daß die Iris mit kreisrunder Pupille, die nach V. Franz (1934) wohl als die älteste der Säuger anzusehen ist, sozusagen den Urtypus darstellt. Insbesondere zeigte von den untersuchten Tieren der Hund eine fast schemahafte Architektur der Iris.

Betrachtet man dicke Flachschnitte, Semper- oder halbdepigmentierte Totalpräparate, so fällt immer wieder auf, daß das Bindegewebe keineswegs eine ungeordnete, schwammartige oder radiär

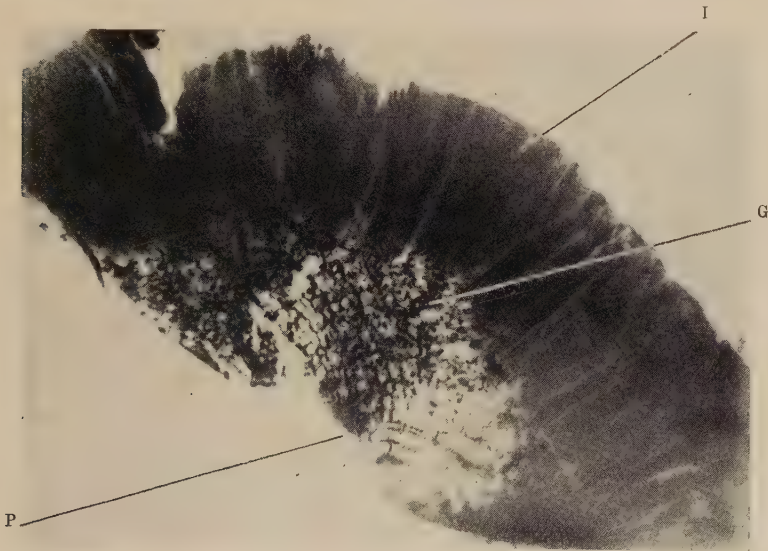


Abb. 1. Hund, Irissektor, Totalpräparat, halbdepigmentiert, Vergrößerung  $13\frac{1}{2}$  fach. Man erkennt im halbdurchsichtigen Pupillarteil der Iris ein regelmäßiges Bogengitter, dessen Kreuzungswinkel gegen die Peripherie allmählich stumpfer werden. Die dickere Ziliarzone ist undurchsichtig.

Zeichenerklärung: P = Pupillarrand, G = Gefäß, „systemgerecht“ in das Gitter eingefügt, I = Iriswurzel

angeordnete Ausfüllmasse darstellt, sondern zu gröberen oder feineren Bündeln zusammengelagert in großen tangentialen Bögen von der Iriswurzel schräg auf den Pupillenrand herunterzieht. Dabei überkreuzen sich die Bogenkurven mit spiegelbildlich von der Gegenseite herüberziehenden so, daß ein regelmäßiges Bogengitter entsteht (s. Abb. 1, 2, 3 und 4). Dieses begrenzt sphärisch-rhombische Zwischenräume, deren Form sich je nach dem Abstand vom Pupillenrand ändert, weil die Kurven der bindegewebigen Faserzüge keine gleichmäßige Krümmung aufweisen, sondern im Pupillarteil der Iris steiler, also mehr radiär, im Ziliarteil konzentrischer verlaufen. Mit anderen Worten, die sich überkreu-

zenden Bogensysteme bilden pupillar spitzere und ziliar stumpfere Winkel. Man könnte das beschriebene Bindegewebsgefüge mit Rücksicht auf seine Funktion als ein Blendensystem bezeichnen; denn es erinnert auf den ersten Blick überraschend an die Konstruktion der Irisblenden unserer mikroskopischen Geräte. Diese aber haben insofern eine etwas andere Bauweise, als die Lamellen nicht an der zentralen Lochöffnung enden, sondern — diese begrenzend — zur Gegenseite weiterziehen.

Das charakterisierte Bindegewebsystem ist nun keineswegs eine reine Flächenbildung, wenn auch die flächige Ausdehnung bei der

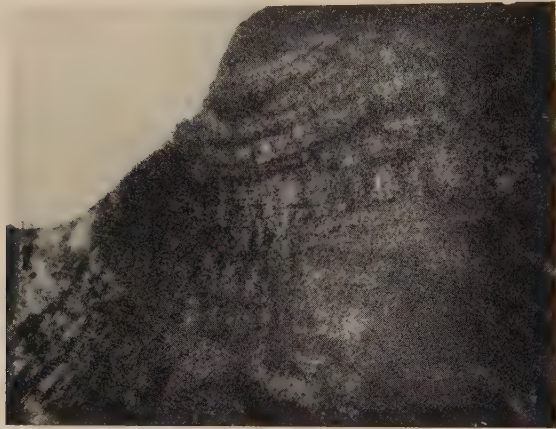


Abb. 2. Hund, Ausschnitt aus Abb. 1, Vergrößerung 32 fach, Panphot

Regenbogenhaut im Vordergrund steht, sondern es handelt sich um ein 3-dimensionales Gitterwerk. Dicke Radiär- und Tangential-schnitte lassen erkennen, daß die Fasern nicht gleichmäßig in einer Ebene verlaufen, sondern sich zu gleicher Zeit — auf- oder absteigend — mit Gegenzügen in der 3. Dimension ebenso regelmäßig durchflechten wie in der Flächenausdehnung. Dadurch ergibt sich auch auf dem Radiärschnitt eine Gitterstruktur. Die einzelnen Faserzüge kreuzen meist in der Weise, daß jeweils diejenigen, die überkreuzen, beim nächsten Gegenzug unterkreuzen, wobei die ab- oder aufsteigende Verlaufsrichtung beibehalten wird. Auf diese Weise entsteht ein außerordentlich regelmäßiges, feingliedriges Bogengeflecht bindegewebiger Natur. Im pupillaren Abschnitt der Regenbogenhaut, in der beim Hund der *M. sphincter iridis* einen besonders breiten Raum einnimmt (siehe Abb. 5),

treten noch Besonderheiten hinzu. Die von der Peripherie kommenden Faserzüge verbinden sich nämlich in den intermuskulären Räumen des Sphinkter zu den sogenannten Septen (Koganei 1885, I. Michel 1881, Wolfrum 1926 u. a.). Dieser Begriff stammt zweifellos aus der Untersuchung am meridionalen Durchschnitt. Auf Flachschnitten erkennt man, daß sie eigentlich bügelartige Schlingen der Gitterfibrillen um die Muskelfasern herum darstellen. Dieses ist funktionell nicht unwichtig.

Von diesem allgemeinen Verlaufsschema weichen die hinteren Irisschichten ab. Die Regelmäßigkeit der sich kreuzenden Faserzüge wird abgelöst durch ein mehr lockeres, scheinbar ungeordnetes Faserbild. Aus Flachschnitten geht hervor, daß die kollagenen Fibrillen im Bereich der hinteren Irisschichten in mehr isoliert radiär verlaufenden korkzieherartig gewundenen Strängen angeordnet sind, die bis in die intermuskulären Räume des Dilator hinunterreichen. Der Windungssinn dieser bindegewebigen Spiralen ist wechselnd. Es kann keine einheitliche Richtung angegeben werden. Sie hängen pupillar mit einem gleichgebauten korkzieherartigen Bindegewebe zusammen, das sich in den intermuskulären Zwischenräumen des M. sphincter findet und konzentrisch die Pupille umgibt. Das radiär-spiralige Bindegewebe im Bereich des Dilator und das zirkulärspiralige des Sphinkter bilden also ein in sich zusammenhängendes System, das somit einen völlig anderen Aufbau zeigt als das Gewebe der vorderen Irislamelle (siehe Abb. 3 bei K).

Eine weitere Frage ist die nach der pupillaren und ziliaren Verankerung des „Blendensystems“. Die pupillare Verankerung liegt zum Teil in den bügelförmigen Schlingen um die Muskelfasern des Sphinkter, die auf dem radiären Durchschnitt als „Septen“ imponieren. Da sie auf jeder Stufe pupillarer Entfernung die Muskelfasern umschlingen, verringert sich die Bindegewebsmasse zur Pupille hin stetig. Der Rest der Bogenfasern, der über den Unterand des Sphinkter hinauszieht, verankert sich dann unmittelbar am Pupillenrand.

Anders verhält es sich an der Iriswurzel. Die langen bindegewebigen Bogenzüge der vorderen Irisschichten bilden ziliärwärts ein immer stärker konzentrisches Maschenwerk, das sich gegen die Kammerbucht zu auflockert. Hier sammeln sich die Fibrillenzüge beider Verlaufsrichtungen zu kurzen, radiär angeordneten, kräftigen Strängen, die sich im Bereich der Kammer-



bucht an der Hornhaut befestigen. Dabei durchflechten sie sich steil mit den von der anderen Seite kommenden Sehnen des Ziliarmuskels. Auch die tiefer liegenden Bogenzüge vereinigen sich zu solchen dickeren Sammelsträngen und setzen gemeinsam mit dem lig. pectinatum an der Descemetischen Membran an, wobei sie sich gegenseitig durchdringen.

Das tiefer gelegene Bindegewebe der Dilatatormembran, das ja spiralig-radiär angeordnet war, geht kontinuierlich in das ebenfalls radiär gegliederte Bindegewebe des Ziliarkörpers über, wobei es sich auch am Aufbau der Ziliarfortsätze beteiligt.

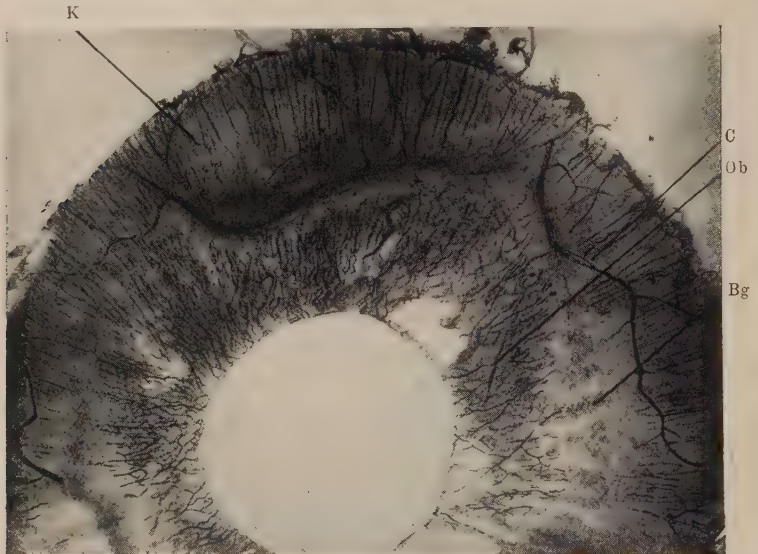


Abb. 3. Hund, Regenbogenhaut, Tuscheinjektion, flacher Gefrierschnitt 200  $\mu$ , überfärbt mit Anilinblau-orange-Essigsäure. Vergr. 9fach

Innerhalb des circulus arteriosus iridis major wird das kollagene Bogengitter des Stromas erkenntlich. Das Gefäßsystem, einschließlich des Circulus major lagert sich in diese Strukturen ein. Peripher wird an einigen Stellen das korkzieherartige Gewebe erkennbar. Anordnung der Venen mehr radiär

Zeichenerklärung: C=circulus arteriosus iridis major, Bg=bindegewebiges Bogengitter, K=korkzieherartiges Bindegewebe der hinteren Irisschichten, Ob=obliterierte Gefäßstränge der Pupillarmembran

Damit stellen sich die Verhältnisse am Übergang zum Ziliarkörper bei diesen Tieren anders dar als beim Menschen. Beim Menschen und auch bei einigen Haussäugetieren (Rind, Schwein, Schaf) findet man in diesem Bereich einen konzentrischen Gitterring unmittelbar dem Ziliarmuskel vorgelagert, in das die peripheren Bogenzüge des Iris-Bindegewebes einstrahlen. Darauf soll



unten noch genauer eingegangen werden. Die beschriebenen Fasersysteme der Iris stellten sich mit den typischen Bindegewebsfärbungen als kollagen dar. Elastische Fasern kamen nach meinen Beobachtungen bei den untersuchten Tieren nicht vor, wie auch Zietschmann (1906) bemerkt. Zwar haben ältere Autoren (Kiribuchi 1898, Stutzer 1898) vereinzelt elastische Fasern im Bereich der Iriswurzel, des Sphinkter iridis, wie auch in der vorderen Grenzsicht beim albinotischen Kaninchen beschrieben, was aber unsicher erscheint. Jedenfalls kann man sagen, daß elastische Fasern für den funktionellen Bau der Regenbogenhaut keine wesentliche Rolle spielen. Für die Elastizität der Iris treten andere Faktoren an die Stelle. Hier in erster Linie das Muskelgewebe selbst und die Elastika der außerordentlich zahlreichen Gefäße.

Schließlich müssen noch die Pigmentzellen erwähnt werden. Sie bilden nicht einzelne Zellhaufen, sondern ein dreidimensionales, syncytiales Netz durch die ganze Regenbogenhaut. Im allgemeinen wird angenommen, daß dieses protoplasmatische Netzwerk regellosen Charakter trage wie das Gesamtstroma und sich den festeren Gewebelementen, wie vor allem den Gefäßen, mantelartig anlege. Es läßt sich aber beobachten, daß die Pigmentzellen die kollagenen Fibrillenzüge und Gefäße so begleiten, daß ein spiegelbildliches Negativ des beschriebenen Bogensystems zustande kommt. Auf diese Weise kann durch eine stufenweise Depigmentation in manchen Fällen ein überraschender Einblick in den Strukturaufbau der Regenbogenhaut gewonnen werden (vgl. Abb. 1, 2 und 14). Hier liegen ähnliche Verhältnisse vor wie an anderen Stellen des Auges, wo auch die Anordnung der leicht zu beobachtenden Pigmentzellen Hinweise für die konstruktive Bauweise geben konnte (H. Becher 1932 und E. Fischer 1933).

Beim Kaninchen und Meerschweinchen konnte im Prinzip der gleiche Strukturtypus beobachtet werden wie beim Hund. Beim Kaninchen ist der ganze bindegewebige Bau sehr viel gleichmäßiger und feiner durchgegliedert. Die kollagenen Fibrillen sind nicht wie beim Hund zu größeren, kompakten Bündeln vereinigt, sondern verlaufen mehr als einzelne, oft sehr zarte Fibrillen zum Pupillarrand. Aber auch hier findet man mit fast mathematischer Exaktheit jenes „Blendensystem“ ausgebildet. Eine Andeutung dieses Sachverhaltes hat I. Michel (1875 und 1882) beobachtet, indem er von einer „schachbrettartigen Zeichnung“ der Kanincheniris sprach, allerdings ohne den Gesamtzusammenhang übersehen zu können. Wie aus unserer Beschreibung hervorgeht, handelt es sich auch nicht um rechtwinklig kreuzende Fibrillenlagen, sondern um ein Bogensystem mit wechselnden

Winkeln, was allerdings erst aus totalen Übersichtspräparaten ersichtlich wird. Außerdem lehnt Michel eine Übereinanderlagerung der Fasern ab und beschreibt Verbindungsbrücken an den Kreuzungsstellen der Fasern. Ich habe derartige Verbindungen nicht beobachten können, sie sind auch funktionell undenkbar, da ja jeder dieser Knotenpunkte bei Bewegungsänderungen zu einem Punctum fixum und damit zu einem Hemmungszentrum würde.

Bei der Kanincheniris, die ohne Vorbehandlung meist in Miosis zur Fixation kommt, fällt der Gefäßreichtum und die feine Kapillarisation auf, wogegen der bindegewebige Anteil mehr zurücktritt im Gegensatz zu den unten geschilderten Verhältnissen bei Rind, Schaf und Pferd.

Eine weitere Frage bezieht sich auf den strukturellen Zusammenhang zwischen Bindegewebssystem und den Gefäßen der Iris. Wie bekannt (Th. Leber 1903, O. Zietschmann 1912) erhält die Regenbogenhaut ihre arterielle Versorgung aus den hinteren langen Ziliararterien. Diese treten bei den untersuchten Tieren temporal und nasal in den Ziliarabschnitt der Iris ein und bilden hier im Gegensatz zum Menschen den *circulus arteriosus iridis major*. Dieser ist aber kein kreisrunder Gefäßring, wie ein Blick auf Abb. 3 lehrt, sondern bildet flache, konzentrische Bögen, an deren Biegungsstellen meist die arteriellen Abzweigungen liegen. Wenn man an Injektionspräparaten gleichzeitig das Bindegewebe mitfärbt, ergibt sich, daß diese flachen Bogenschwingungen des Gefäßringes die Verlaufsrichtung des bindegewebigen Fasersystems einhalten (siehe Abb. 3), das ja peripher mehr zirkulär angeordnet ist. Dadurch wird die bindegewebige Architektur durch den Gefäßverlauf sozusagen nachgeahmt.

Vom *circulus arteriosus iridis major* entspringen die Kapillaren zur Versorgung der Regenbogenhaut und des Ziliarkörpers. Sie ziehen — wie im allgemeinen beschrieben — mehr oder weniger radiär oder geschlängelt zum Pupillenrand. Dieser Begriff der Schlängelung erweist sich aber funktionell als nicht ausreichend; denn der reibungslose Umbau des Gefäßsystems bei den oft beträchtlichen Flächenveränderungen kann dadurch schwer erklärt werden.

Aus Injektionspräparaten mit gleichzeitiger Färbung des Bindegewebes wird ersichtlich, daß die Einlagerung der arteriellen Kapillaren in der gleichen gesetzmäßigen Weise erfolgt wie beim Gefäßring. Sie ordnen sich so in das Bogengitter der Stromafasern, daß ihr Verlauf die Bindegewebsstruktur spiegelt (Abb. 4). Dies geschieht im allgemeinen so, daß sie ein Stück weit mit dem einen,

sodann oft unter scharfer Abknickung mit dem gegenteiligen Bogenstück verlaufen (siehe auch Abb. 19). Auch die rückläufigen Äste zum Ziliarkörper verhalten sich nicht anders. Ich möchte diese Einordnung des Gefäßgewebes in die allgemeine Architektur systemgerecht nennen.

Einen anderen Verlaufstypus weisen die Kapillaren der hinteren Irisschichten auf. Hier findet man vorwiegend Korkzieherarterien, die vor allem den Dilator versorgen. In ähnlicher Art findet man



Abb. 4. Hund, pupillarer Ausschnitt aus Abb. 3. Vergrößerung 32fach, Panphot  
Deutlich das Bogengitter erkennbar und die Einlagerung der Kapillaren im Pupillarteil. Schwach-  
gefüllte, postkapilläre Venen in mehr radiärem Verlauf sichtbar. Am Pupillarrand häufig  
Gefäßschlingen

auch im Zwischengewebe des M. sphincter und in der Pupillarzone oft zahlreiche korkzieherartig gewundene Kapillarschlingen. Ähnliches hat Zietschmann (1906, 1912) bei verschiedenen Tieren beobachtet und als „eigenartige Gefäßschlingen“ bezeichnet. Es handelt sich wahrscheinlich um kapilläre Überschußbildungen, die bei der Dehnung des Pupillarrandes in Reserve stehen. Somit stimmen auch in den hinteren Iristeilen bindegewebige und vaskuläre Anordnung überein.

Was die genauere Einordnung der Gefäße in das Bindegewebs-Gefüge betrifft, so können an der Adventitia besonders zwei

Schichten unterschieden werden. Die inneren Fasern, die man als vasogen bezeichnen könnte, machen den winkligen Verlauf des Gefäßes mit und gehören zur Gefäßwand im engeren Sinne. Die äußeren jedoch gehören dem Bogengitter des Stromes an und begleiten das Gefäß nur so lange, als es in ihrem Bogenabschnitt gelegen ist. Man könnte diesen Teil der Adventitia stromatogen nennen. Diese Beziehungen zum Stroma sind für den funktionellen Umbau des Gefäßsystems von Bedeutung.

Wie an so vielen Stellen des Organismus, an denen das Gefäßsystem über die reine Blutversorgung hinaus noch andere Aufgaben zu erfüllen hat, laufen auch in der Regenbogenhaut Arterien und Venen nicht parallel. Die postkapillären Venen halten sich vielfach nicht an die Anordnung der Bindegewebsstrukturen und verlaufen — meist etwas tiefer gelegen — gradlinig radiär zur Iriswurzel. Hier kreuzen sie den großen arteriellen Gefäßring und gelangen über den Ziliarkörper schließlich zu den Vortexvenen.

Daß auch die Nerven der Iris nicht willkürlich durch das Stroma ziehen, sondern sich — ähnlich wie die Gefäße — der Bindegewebsanordnung fügen, kann leicht beobachtet werden.

### Das Muskelsystem der Iris

Der histologische Bau des m. sphincter iridis ist seit den Arbeiten von Merkel (1890), v. Ebner (1899), Salzmann (1912), E. Fuchs (1918), Wolfrum (1926), Redslob (1928), Vogt (1931) u. a. im wesentlichen geklärt. Dennoch ist die Frage nach dem funktionellen Umbau des Muskels noch unklar.

Betrachten wir den Sphinkter im Flachschnitt in ganzer Breitenausdehnung (Abb. 5), so tritt die geflechtartige Anordnung seiner Fasern deutlich hervor. Es handelt sich aber nicht allein um ein „dreidimensionales Geflechtwerk“ (Lauber 1936), sondern um ein außerordentlich fein durchgegliedertes, muskuläres Gittersystem, das aus sehr flach zum Pupillenumfang einander überkreuzenden Bogenzügen besteht. Dabei überkreuzen sich die Fasern nicht nur in allen 3 Ebenen, sondern verbinden sich auch synzytial miteinander. In der stereoskopischen Betrachtung des dicken Schnittes erscheinen die Faserbündel wie durcheinander hindurchgesteckt und verflochten.

Die außerordentlich feinen glatten Muskelzellen (Boeke 1933) sind zu größeren Bündeln zusammengefaßt, die gegen die Peri-



perie dicker und gröber, pupillenwärts immer feiner werden. Deshalb sind die rhombischen intermuskulären Zwischenräume ziliarwärts größer und weitmaschiger. Dabei wird der Durchflechtungswinkel gegen die Peripherie des Muskels spitzer, bis schließlich der Übergang zum Dilatator in arkadenförmigen Bögen erfolgt. Im feinhistologischen Bau zeigt sich, daß die Zellen des Sphinkter nicht den Typus der gewöhnlichen, glatten Muskelzellen aufweisen (Kolmer 1936). Sie sind keine Einzelzellen, sondern häufig ver-

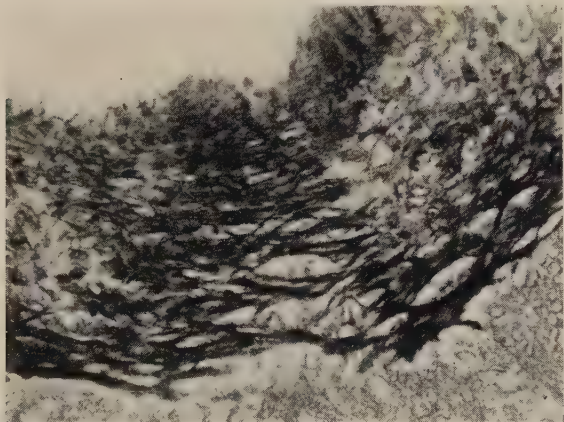


Abb. 5. Hund, Regenbogenhaut, mit Sphinkter iridis, Flachschnitt  $30\mu$ , Susa, Azan, mäßige Miosis, Pupillendurchmesser 3 mm — Vergrößerung 32fach, Panphot

Der M. Sphinkter zeigt eine flach konzentrische Gitterarchitektur und einen syncytialen Aufbau. Die Kreuzungswinkel werden ziliarwärts spitzer, die Bündelung gröber und die Zwischenräume weiter

zweigte Zellen, die untereinander zusammenhängen (Boeke 1933) und damit ein echtes Synzytium bilden.

Diese Grundstruktur findet sich bei allen untersuchten Tieren und auch beim Menschen und ist im Grunde nichts anderes als dieselbe Bogengitterarchitektur, wie wir sie beim Bindegewebe in größerem Ausmaß beschrieben haben. Von hier aus wird der funktionelle Umbau des Muskels verständlich.

Auch der M. dilatator hat synzytiale Struktur (Häggquist 1931). Im Flachschnitt erkennt man ein Maschengitter mit sehr spitzwinkligen radiärgerichteten Überkreuzungen.

Die synzytiale Anordnung der Irismuskulatur kann aus ihrer funktionellen Beanspruchung erklärt werden. Überall, wo ur-

sprünglich parallelfaserige Muskulatur quer zur Faserrichtung beansprucht wird, entstehen Synzytien, wie Goerttler (1935, 1939) experimentell am Skelettmuskel zeigte. Entsprechendes ergaben seine Untersuchungen über die Stimmbandmuskulatur. P. Graf (1949) fand ähnliches in der Uvula und R. Dabelow in der Zunge.

### Der gewebliche Umbau der Iris unter der Funktion

Die Anordnung des Bindegewebes in der Regenbogenhaut kann vom funktionellen Gesichtspunkt aus als eine äußerst zweckmäßige und sinnvolle bezeichnet werden. Bei einer radiären Struktur würde in Miosis, bei einer zirkulären in Mydriasis eine Hemmung auftreten. Beides wäre unzweckmäßig. Das beschriebene kollagene Bogengitter stellt gerade die Zwischenform beider Möglichkeiten dar. Damit ist die für die Funktion günstigste Verlaufsform gegeben. Das Funktionsproblem der Iris besteht ja eigentlich — wenn man so sagen darf — darin, bei der Pupillen-Erweiterung den Überschuß an Flächenausdehnung in das verbleibende Gewebe verstreichen zu lassen oder umgekehrt den Unterschuß „neu zu bilden“, da ja der periphere Umfang immer gleich bleibt. Wie einleitend betont, wird die Bewegung der Fläche auch nicht einfach durch eine entsprechende Dickenzu- oder -abnahme ausgeglichen. Die starken Flächenbewegungen, die beim Pupillenspiel ständig reibungslos vor sich gehen, können damit nur durch einen geweblichen Umbau verständlich werden.

Zur Untersuchung verschiedener Funktionszustände habe ich immer die Augen ein und desselben Tieres verwandt, wobei das eine in Mydriasis, das andere in Miosis fixiert wurde, wie dies Richter (1909, 1911) zuerst angewandt hat. Betrachtet man die bindegewebigen Strukturen einer miotischen und mydriatischen Regenbogenhaut vom Hund (Abb. 6 und 7), so erkennt man sofort das Ausmaß der funktionellen Veränderungen. Bei dem abgebildeten Tier hatte die mydriatische Regenbogenhaut einen Pupillendurchmesser von 6,0 mm (Abb. 6), die miotische von 1,0 mm (Abb. 7). Demgemäß hatte sich die Pupillenfläche von ungefähr 28,26 qmm auf 0,78 qmm, also um das 36fache verringert und entsprechend die Flächenausdehnung der Iris von 84,78 qmm auf 112,26 qmm zugenommen. Dabei ist der Pupillenumfang um das 6fache verkleinert und gleichzeitig 27,48 qmm Fläche „neugebildet“

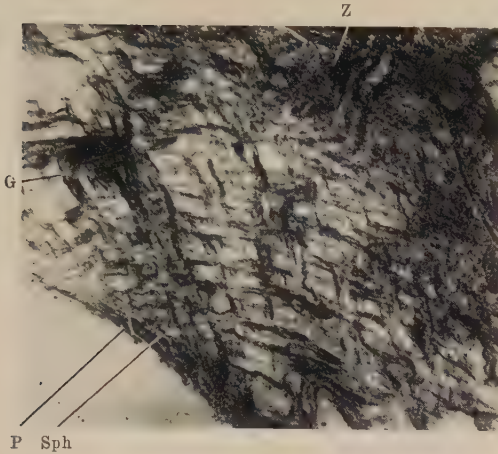


Abb. 6. Hund, Irissektor, Mydriasis, Pupillendurchmesser 6 mm, Azan, Flachschnitt 50  $\mu$  Panphot, Vergrößerung 32 fach

Das Bogengitter ist stark gespreizt, das Gewebe locker gefügt, die Gefäße stark winklig „geschlängelt“, aber systemgerecht. Der Gitterwinkel beträgt pupillar 98°

Zeichenerklärung: P=Pupillarrand, Sph=M. sphincter pupillae, G=Gefäß, Z=Ziliarzone der Iris

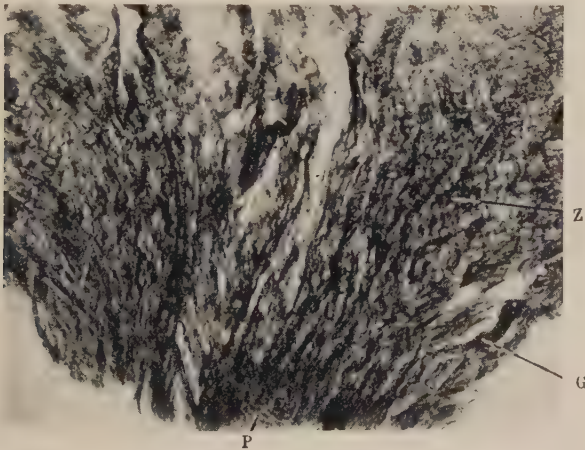


Abb. 7. Hund, das andere Auge vom selben Tier wie Abb. 6. Miosis, Pupillendurchmesser 1,0 mm Azan, Flachschnitt 50  $\mu$ , Panphot 32 fach

Das Bogengitter ist eng zusammengeschoben, das Gewebe dichter gefügt, die Gefäße gestreckt, aber immer noch systemgerecht verlaufend. Es entsteht fast der Eindruck einer radiären Struktur. Erst ziliarwärts weichen die Bogenfasern stärker auseinander. Der Gitterwinkel beträgt pupillar nur noch 38°

Zeichenerklärung: P=M. sphincter am Pupillarrand, G=Gefäß, Z=Gitter der beginnenden Ziliarzone

worden. Man erkennt das Ausmaß der Flächenbewegung. Wie hat sich nun die gewebliche Struktur dabei verändert?

Im Mydriasis findet man ein weitgestelltes, locker-maschiges Bogengitter (Abb. 6). Pupillar waren die Kreuzungswinkel  $98^\circ$  und ziliar  $146^\circ$ . Die Gefäße laufen abgelenkt „systemgerecht“ zum Pupillarrand. Gefäßschlingen sind im Bereich des Sphinkters weniger häufig. Der M. sphincter selbst ist stark verschmälert. Sein Raumgitter fast konzentrisch angeordnet. In den hinteren Irisschichten sind die Korkzieherfasern stark gewunden und die Bruchsche Membran verdickt.

Anders ist das Bild in Miosis (Abb. 7). Das Bogengitter ist so eng gestellt, daß fast der Eindruck einer Radiärstreifung entsteht. Erst gegen den ziliaren Abschnitt biegen die Fasern mehr in die zirkuläre Richtung um. Der Gitterwinkel betrug nur noch  $38^\circ$  im Pupillarteil,  $115^\circ$  in der Ziliarzone. Die Gefäße sind langgestreckt, aber immer noch systemgerecht angeordnet. Somit betrug die Winkeldifferenz pupillar  $60^\circ$ , während ziliar nur  $31^\circ$ . Damit ergibt sich auch rechnerisch die vorwiegende Beteiligung der Pupillarzone an den Bewegungen der Iris. In der hinteren Irislamelle erscheinen die Spiralfasern langgestreckt und gedehnt.

Ich habe die Gitterwinkel durch Anlegen der Tangente an die mit dem Abbéschen Zeichenapparat abgelesenen Faserkurven bei verschiedenen Pupillenweiten vor allem des Hundes bestimmt und die erhaltenen Werte tabellarisch zusammengestellt:

Tabellarische Zusammenstellung über die Relation von Gitterwinkeln und Irisbewegung beim Hund.

Pupillen- durchmess. mm	Pupillen- umfang mm	Gitterwinkel		Flächenausdehnung	
		pupillar	ziliar	d. Pupille qmm	der Iris qmm
1,0	3,14	$38^\circ$	$115^\circ$	0,78	112,26
3,0	9,42	$65^\circ$	$134^\circ$	7,06	105,98
4,0	12,56	$78^\circ$	$138^\circ$	12,56	100,48
4,5	14,13	$84^\circ$	$141^\circ$	15,89	97,15
5,0	15,70	$89^\circ$	$143^\circ$	21,19	91,85
6,0	18,84	$98^\circ$	$146^\circ$	28,26	84,781
6,8	21,35	$108^\circ$	$148^\circ$	36,30	76,74
8,0	25,12	$119^\circ$	$150^\circ$	50,24	62,80

Aus den Zahlen ergibt sich nicht nur die unterschiedliche Verlaufsform der Fasern selbst, sondern auch die allmähliche Abnahme der Bewegungsänderungen gegen die Peripherie. Ob die Winkelgrößen auch



innerhalb verschiedener Tierarten bei gleichem Pupillendurchmesser gleich sind, kann ich noch nicht sicher entscheiden. Daß es sich bei diesen Zahlen nur um Annäherungswerte handelt, braucht nicht betont zu werden.

Überschauen wir dies Ergebnis noch einmal, so löst die Natur das aufgezeigte Funktionsproblem dadurch, daß bei Weiterstellung der Pupille die mehr radiäre Richtung der Fasern im Pupillarabschnitt kontinuierlich in eine mehr zirkuläre umgewandelt wird. Dadurch tritt der anfangs erwähnte Überschuß an Gewebe gar nicht in Erscheinung, weil die sozusagen „verschwindende“ Fläche in die übrige einbezogen werden kann. Dies ist aus dem nebenstehenden Schema (Abb. 8) sofort ersichtlich: Punkt A wandert durch die Spreizung des Gitters nach A<sup>1</sup>, d. h. die Fläche

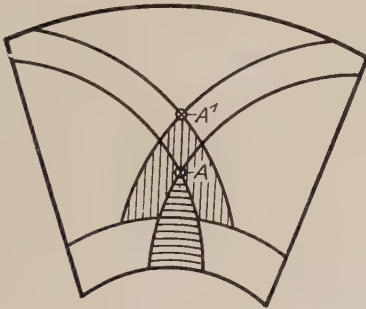


Abb. 8. Schema zur Veranschaulichung der Flächenbewegung bei den funktionellen Veränderungen des Bogengitters

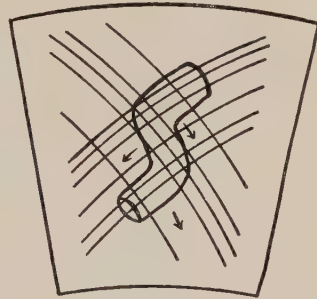


Abb. 9. Schema zur Darstellung der Gefäßbewegung bei Änderungen des Funktionszustandes der Iris

bewegt sich nach peripher. Da die Spreizung ziliar immer geringer wird, ist die Flächenbewegung hier auch immer geringfügiger, was sich an den Winkelveränderungen ablesen läßt.

Dieses erklärt auch den funktionellen Umbau des Gefäßsystems. Bei der geschilderten Einlagerung des Gefäßes in das bindegewebige Bogengitter übernimmt der „stromatogene“ Anteil der Adventitia die Aufgabe der Verlagerung bei der Flächenbewegung. Diese geschieht folgendermaßen. In Abb. 9 sind drei Abschnitte eines Irisgefäßes mit dem dazugehörigen Bindegewebe gezeichnet. Die von rechts kommenden Fasern bewegen bei Pupillenverengung den ersten und dritten Abschnitt des gezeichneten Gefäßteiles in Richtung des Pfeiles, während sie auf den mittleren Abschnitt keine wesentliche Wirkung ausüben. Dieser wird dagegen

von den linken Bogenfasern erfaßt und in der Gegenrichtung bewegt. Es resultiert daraus die allmähliche Streckung. Die Feineinstellung wird durch die Eigenelastizität der Gefäßwandung erreicht. Die Skizze macht verständlich, wie sich auf jeder Funktionsstufe die Umlagerung der Gefäße vollziehen kann, ohne daß sich die geringste Störung des arteriellen Zuflusses ergäbe.

Anders sind die Verhältnisse in der hinteren Irisschicht, die mehr nach einem Spiralprinzip gebaut erscheint. Die Korkzieherfasern und Gefäße zeigen bei Miosis deutliche Langstreckung, während die Aufknäuelung der intermuskulären Fibrillen des Sphinkter zunimmt. Umgekehrtes tritt bei Mydriasis ein. Vielleicht hängt diese andersartige Bauweise mit dem rascheren und stärkeren Bewegungswechsel der hinteren Irislamelle zusammen.

Das Pigmentzellennetz kann die Funktionsbewegungen mitmachen, da es als ein protoplasmatisches Synzytium dieselbe Bauweise aufweist wie das kollagene Bindegewebe.

Wie wird nun dieser passive Bewegungsapparat der Regenbogenhaut aktiv in Bewegung gesetzt?

Die oben beschriebenen bindegewebigen Schlingen um die Muskelfasern des Sphinkter, die auf dem Radiärschnitt als Septen imponieren, machen es möglich, daß bei der Kontraktion das ganze bindegewebige Fasersystem einschließlich der Gefäße, Nerven usw. mitbewegt wird. Von diesem Gesichtspunkt gewinnen auch die sogenannten Speichenbündel des Dilatator eine neue Bedeutung. Durch sie kann nämlich jetzt der Dilatator auf die Einstellung des Sphinkter wirken und damit indirekt auf diejenige des ganzen vorderen Irisblattes. So wird das Fasersystem der Iris allein vom pupillaren Abschnitt aus verstellt. Dieses ist auch am zweckmäßigsten, da hier die größten Bewegungsausschläge vorkommen (siehe Tabelle) und damit die feinste Einstellung der Pupillenweite möglich wird.

Dabei muß der Sphinkter selbst einen inneren Umbau erfahren, worauf Benninghoff (1940) noch vor kurzem hingewiesen hat: „Da der Pupillenumfang von ca. 3 mm bis auf 28 mm sich vergrößern kann, so müßte sich der Muskel dabei auf das neunfache verlängern. Es ist wahrscheinlich, daß dabei außer einer Dehnung der einzelnen Muskelfaser eine Umordnung des inneren Gefüges des Sphinkter eine Rolle spielt; die Frage ist jedoch nicht geklärt.“

Man sieht nun bei extremer Miosis den *M. sphincter* in seiner Flächenausdehnung stark angewachsen (K. Münch 1906), die

muskulären Faserzüge laufen diagonal und steiler auf den Pupillenrand zu. Die Überkreuzungswinkel sind spitzer (Lauber 1936). Gegenüber dem mydriatischen Zustand sind die Gittermaschen feiner, der Muskel als Ganzes feinfaseriger, wie aufgesplittert, besonders im pupillennahen Teil. Gegen die Peripherie wird diese Bündelung allmählich gröber und die Zwischenräume größer. Die Arkaden der Speichenbündel sind länger und gehen mit großem Bogen in den Dilator über.

Bei Mydriasis wird das muskuläre Raumgitter gedehnt. Es schrumpft auf ein schmales Band zusammen. Die Gitterwinkel werden sehr stumpf, die Arkaden kurz und mit plötzlichem Übergang. Man hat den Eindruck, daß bei Erweiterung der Pupille der Sphinkter einen geweblichen Zuschuß aus den Speichenbündeln erhält, die bei Miosis wieder abgespalten werden. Außerdem hat der Sphinkter durch eine verschieden starke Aufsplitterung seiner Bündel und die Änderung seiner Gitterwinkel die Möglichkeit eines inneren Umbaus, der jede feinste Abstufung erlaubt.

### Der Bau der menschlichen Iris

Besonders bei der menschlichen Regenbogenhaut hat man immer wieder von einer Radiärstruktur gesprochen. Michel (1875, 1881) sprach von einer unregelmäßigen Anastomosierung und einem „schwammartigen“ Aufbau des Stromas, Münch (1906) von einer radiären Anordnung, obwohl sich diese gar nicht mit den von ihm vorgetragenen Vorstellungen über die Mechanik der Irisbewegung vereinbaren ließ. Und seit Koeppel (1921, 1922, 1926) seine Spaltlampen-Beobachtungen am lebenden Auge mitgeteilt hat, ist daran nie mehr ernstlich gezweifelt worden. Er hatte das Stroma als ein „zartestes, völlig gesetzloses“ sternförmig verzweigtes Retikulum beschrieben und auch Wolfrum (1926) erwähnt einen Aufbau aus „multipolaren Zellen mit bevorzugter radiär gestellter Längsrichtung“. Noch in neuerer Zeit hat E. Freerksen (1938) die Struktur der menschlichen Iris am Lebenden untersucht und eine „radiäre, gestreckte oder gewellte Verlaufsform der Fasern“ angegeben.

Nun ist sicher, daß die Lebendbeobachtung der Regenbogenhaut meist einen einseitigen Eindruck durch den vorherrschenden Gefäßverlauf vermittelt und durch die häufig nur geringfügige Reduktion der vorderen Grenzschicht (Weninger 1934) einen

zusammenhängenden Überblick über das Fasergefüge nicht gestattet. Dasselbe gilt auch für die üblichen Radiärschnittuntersuchungen. So wird die entstandene Anschauung verständlich, „das Irisstroma mit einem Stück gut hydrophiler Watte zu vergleichen, die in Wasser suspendiert ist und sehr leicht jede Form, die man ihr gibt, beibehält“ (Wolfrum 1926).

Es ist aber schwer vorstellbar, warum sich nicht in einem lebenden Organismus ein völlig ungeordnetes Gewebe, wenn es ständig in gleicher Weise funktionell beansprucht wird, entsprechend den Spannungen trajektorieell ordnen sollte, wie dies Benninghoff (1931) bei experimenteller Einpflanzung eines Fremdkörpers allgemein nachgewiesen hat.

Außerdem gibt es eine Reihe von Hinweisen, daß der Bauplan der menschlichen Iris anders sein muß. So hat Koeppe (1921) beobachtet: „Bei miotischer Pupille sind die Krypten erster Ordnung häufig von rhombusähnlicher Gestalt. Mit der Erweiterung der Pupille wird der Rhombus immer flacher, bis schließlich mit stärkerer Mydriasis die gegenüberliegenden längeren Rhombuseiten sich dichter aneinanderlagern und konzentrisch zur Pupille verlaufen. ...“ Eine gegenteilige Formveränderung machen die Krypten der Iriswurzel durch. Diese Rhomboide sind auch mehr horizontal gelegen und können sich im Gegensatz zu den pupillaren Krypten bei Miosis sogar erweitern, während diese sich verengern, ja „stellenweise fast ganz verschwinden können“ (Lauber 1936).

Andererseits findet Koeppe (1921) bei Funktionsbeobachtungen am Spaltlampen-Mikroskop die Gefäßabzweigungen im Bereich der Krause bei Miosis mit einem Winkel von  $70-100^\circ$ . „Im Mydriasis wächst der von den gefäßhaltigen Trabekeln 1.—3. Ordnung gebildete Winkel auf  $120-160^\circ$ , so daß das ganze gefäßhaltige Trabekelwerk sich mehr konzentrisch zur Pupille zu erstrecken pflegt“ (Koeppe 1921).

Diese Einzelbeobachtungen weisen mit anderem darauf hin, daß beim Menschen der gleiche Bauplan verwirklicht ist, wie wir ihn bei Hund, Kaninchen und Meerschweinchen fanden. Tatsächlich ließ sich nun auch in der menschlichen Regenbogenhaut die gleiche Architektur nachweisen. Doch treten einige Besonderheiten hinzu, die vor allem mit den von Wolfrum (1922, 1925, 1926), Weninger (1934) u. a. beschriebenen Reduktionerscheinungen zusammenhängen. Dadurch wird, besonders bei der blauen Regenbogenhaut, das



Bindegewebe so stark aufgelockert und rückgebildet, daß der Faser-verlauf kaum noch zu erkennen ist. Hinzu kommt, daß die kollagenen Fibrillen im menschlichen Auge außerordentlich zart ausgebildet sind und weniger dicht zusammengelagert erscheinen als bei Tieren. Außerdem sind sie sehr empfindlich, gehen bei der Depigmentation häufig rasch zugrunde und sind meist nur schwer färbbar, was ja ältere Autoren zu der Ansicht führte, die menschliche Iris habe kein Stroma. In der Tat findet man auch eine unendliche

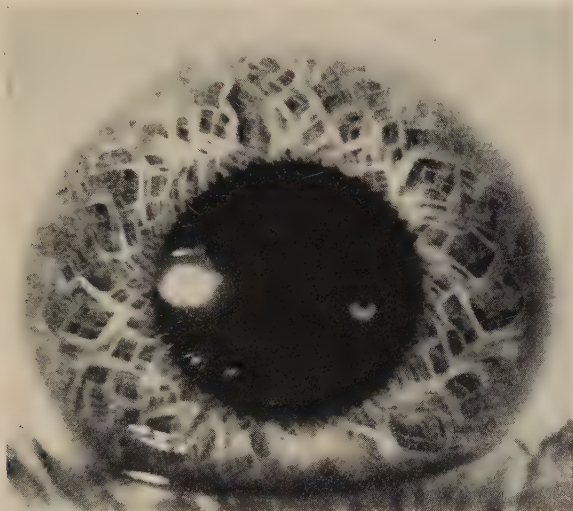


Abb. 10. Mensch (Herr B., 30 Jahre), Spaltlampenmikroskop. Bild der Iris (hergestellt von der Fa. W. E. Krahn, Hamburg-Altona, mit der neu von ihr entwickelten Augen-Photoapparatur Modell PH)

Die Reduktion des Vorderblattes und die Kryptenbildung geht in diesem Falle über die ganze Iris-Vorderfläche. Dadurch wird der tiefer gelegene feinfibrilläre Aufbau intravital beobachtbar, Man erkennt in der Tiefe der Krypten das bindegewebige Gittersystem, in das die Gefäße regelmäßig eingelagert sind

Fülle von Variationen in der quantitativen und qualitativen Ausbildung des Bindegewebes. Jedoch konnte immer — wenn nur genügend Fasergewebe erkennbar war — der typische, oben erläuterte Bauplan nachgewiesen werden.

Aus dicken Flachschnitten geht deutlich hervor, daß die Fasern in diagonal auf dem Pupillenrand zulaufenden, sich kreuzenden Bogenzügen angeordnet sind. Bei stereoskopischer Betrachtung sieht man auch die Durchflechtung und die systemgerechte Einordnung des Gefäß- und Nervensystems. Die pupillare Veranke-

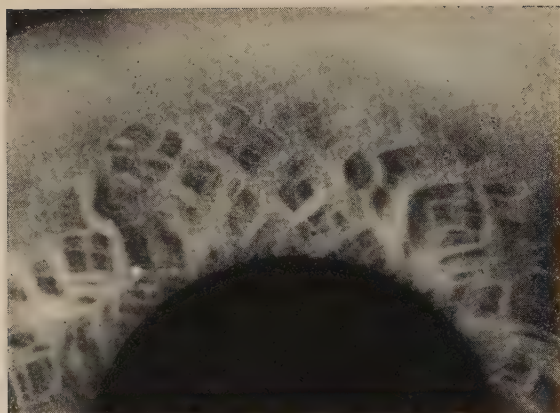


Abb. 11. Vergrößerter Ausschnitt aus Abbildung 10 (siebenfach)

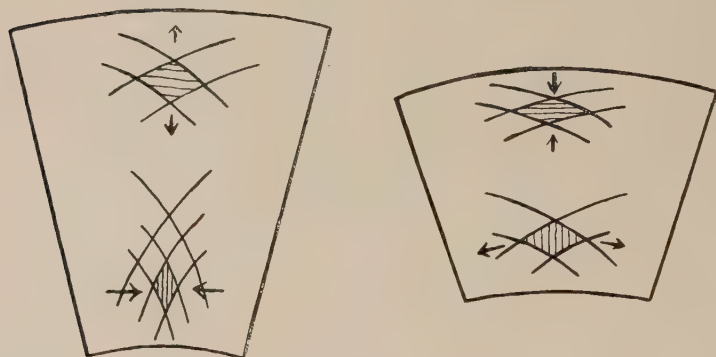


Abb. 12. Schema zur Erläuterung des unterschiedlichen Verhaltens der ziliaren und pupillaren Krypten bei der Funktion

rung des Bogengitters ist die gleiche wie bei den untersuchten Tieren. Anders jedoch die ziliare. Die oberflächlichen Bogenfasern sammeln sich zu kurzen runden Strängen, die radiär in der Gegend des Schlemmschen Kanals am Hornhautendothel ansetzen. Die tieferen münden in einem zirkulären Bindegewebsring, der dem Müllerschen Muskel vorgelagert und sehr feinfibrillär gebaut ist. Dabei handelt es sich aber nicht um „parallele Grenzstrukturen“ (G. Mollier 1938), sondern um ein zartes, ganz flaches dreidimensionales Gittergefüge. In dieses Ringgitter strahlen auch die peripheren Sehnen des Dilator wie auch des Ziliarmuskels (G. Mollier 1938) ein. Damit stellt dieses Ringgefüge eine Art

Übergangsbildung zum Ziliarkörper dar, indem verschiedenartige Nachbarsysteme sich verankern.

Es ist in Einzelfällen möglich, die beschriebene Faserarchitektur beim Menschen auch intravital mit dem Spaltlampen-Mikroskop nachzuweisen, wenn die Reduktion des Vorderblattes soweit vorgeschritten ist, daß das Grundgewebe in ganzer Ausdehnung zu

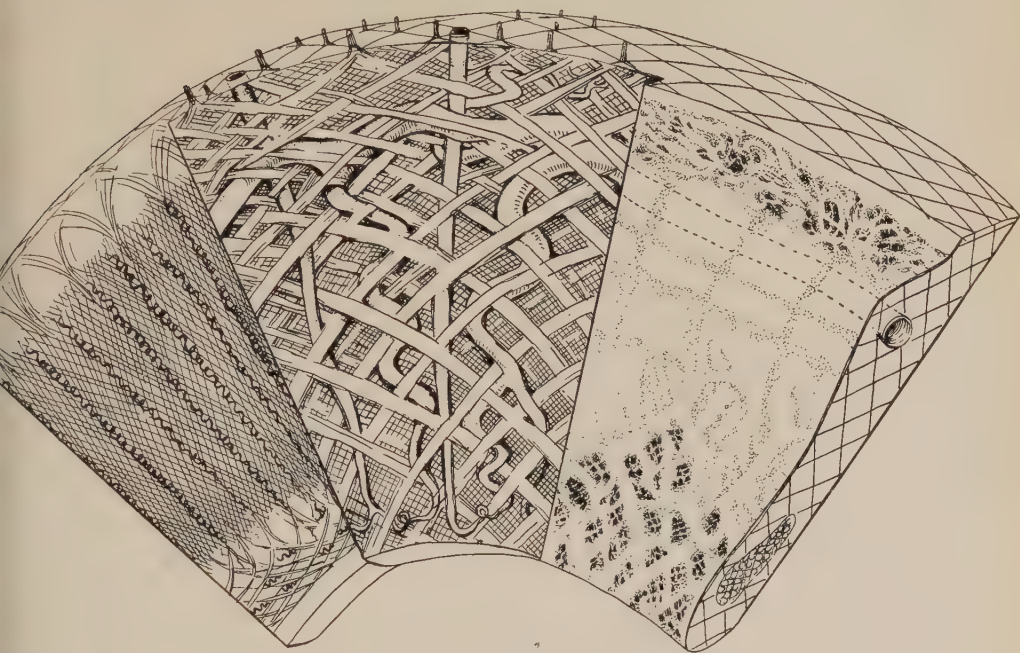


Abb. 13. Schema des funktionellen Baues der Regenbogenhaut beim Menschen und bei Tieren mit runder Pupille (Zeichnung L. Rausch)

Es sind von rechts nach links drei Schichten dargestellt: 1. Die Oberfläche, die mit ihrer wechselnden Rückbildung schon Strukturen der tieferen Schicht erkennen läßt. In der Mitte die Gefäßbindegewebsschicht mit der Bogengitterstruktur, sowie den systemgerechten Arterien und radiären Venen (der Circ. art. ir. maj. wurde miteingetragen, obwohl er beim Menschen nicht in der Iris liegt.) 3. Die Muskelschicht, auf der ein korkzieherartiges Bindegewebe liegt

überblicken ist. Ich habe einige dieser Fälle gesammelt, wovon einer abgebildet wurde (Abb. 10 und 11). Es ist wunderbar, in solchen Fällen unmittelbar beim Lebenden den gestaltlichen Umbau bei der Funktion beobachten zu können.

Von hier aus gewinnt auch manche Abbildung der Literatur ein neues Gesicht (z. B. bei Wolfrum 1926, Schieck-Brückner 1930, Bd. I, Abb. 32). Außerdem kann die bisher isoliert dastehende

klinische Beobachtung des gegenteiligen Verhaltens der ziliaren und pupillaren Krypten bei der Funktion zwanglos erklärt werden. Bei Miosis wird das kollagene Bogensystem in meridionaler Richtung gedehnt. Da die Bögen nun pupillar mehr vertikal, ziliar aber mehr zirkulär orientiert sind, bedeutet dies für die peripheren Krypten eine meridionale Erweiterung, d. h. Eröffnung, für die pupillaren dagegen eine spaltförmige Einengung (Abb. 12). Umgekehrt müssen bei Mydriasis die ziliaren Krypten verengt und die pupillaren erweitert werden.

Bezüglich der Kontraktionsfalten bei Mensch und Tieren ist festzustellen, daß sie für die strukturelle Architektur keine Rolle spielen. Eine Unterbrechung der Faserzüge findet nicht statt. Eine funktionelle Entstehung scheint mir, wie auch Freerksen (1938) betont, unwahrscheinlich. Er hält sie für anlagemäßig vorgebildet.

Die sonstigen Verhältnisse unterscheiden sich nicht grundsätzlich von den oben untersuchten Tieren mit runder Pupille, wenn auch der ganze Bau der Regenbogenhaut sehr viel zarter, feingliedriger und subtiler ist. Das nebenstehende Schema (Abb. 13) soll die bisherigen Ergebnisse nochmals zusammenfassen.

#### **Die Regenbogenhaut der Säuger mit längs- und querovaler Pupille**

(Rind, Schwein, Schaf, Pferd, Katze)

Von diesen Ergebnissen aus wird die Frage nach dem Bau der Regenbogenhaut derjenigen Tiere mit nicht kreisförmigen Pupillen lebendig. Von den außerordentlich mannigfaltigen Formen (Grynfeltt 1898, K. M. Schneider 1931/32, V. Franz 1934) habe ich bis jetzt nur diejenigen unserer Haussäugetiere untersuchen können. Die Frage nach den morphologischen Gründen für die Gestalt dieser Pupillen und ihre Veränderung bei der Funktion ist durch eine Reihe von Arbeiten vor allem aus der Schule von Zietschmann und Richter in Angriff genommen worden (Klinge 1908, H. Richter 1909, 1911, Raselli 1923, K. A. Barth 1927). Es war aufgefallen, daß auch die querovalen und längsovalen Pupillen bei Erweiterung allmählich rund werden und nur bei extremer Miosis die charakteristische Spaltform zeigen. Das führte Eversbusch (1882, 1885) zu der Annahme eines Halteapparates an den Schmalseiten der Regenbogenhaut, dem er den Namen „ligamentum inhibitorium seu triangulare iridis“ gegeben hatte. Richter (1909, 1911) stellte nun fest, daß es sich dabei nicht um ein Band, sondern um eine besondere Anordnung der Muskulatur



handle. Vor allem an Radiärschnitten bemerkte er eine besonders auffällige geflechtartige Durchdringung des Sphinkter mit Speichenbündeln des Dilatators, die schon Michel (1875) beim Schwein und Schaf aufgefallen war, sowie die stärkere Ausbildung des Dilatator im frontalen und maxillaren Quadranten der querovalen Regenbogenhaut als Erklärung für die Spaltform der Pupillen. Seine Schüler (K. A. Barth 1927, Raselli 1923) fanden dieselbe Muskelanordnung auch beim Schwein und ähnlich bei der Katze. Eine nähere Untersuchung des Stromas und Gefäßsystems sowie des räumlich-strukturellen Zusammenhangs aller Gewebe zu einer Funktionsganzheit haben sie jedoch nicht gegeben. Barth nennt das Stroma der Schweineiris ein „unregelmäßig durcheinander gelagertes Ausfüllmaterial“; im übrigen halten alle Untersucher an der Vorstellung der radiären Bauweise fest bis auf Michel, der 1875 beim Schwein ein Schachbrettmuster im Bindegewebe bemerkt hat, ohne jedoch eine genauere Beschreibung zu geben. Beim Schaf aber nennt auch Michel die Radiäranordnung wieder.

Wenn nun die Vorstellung eines solchen „Hemmungsapparates“ im temporalen und nasalen Quadranten der querovalen Regenbogenhaut von Schaf, Rind, Pferd, Schwein usw. berechtigt ist, so müßte sich in erster Linie am Stroma ein entsprechender funktioneller Bau nachweisen lassen. Ist z. B. das Bindegewebe an den Schmalseiten radiär angeordnet, wie Richter, Barth usw. annehmen, so würde bei Miosis tatsächlich eine Hemmung eintreten müssen. Aber dieses wäre an den Breitseiten auch der Fall. Andererseits zeigt sich schon bei der makroskopischen Betrachtung mit der Lupe eine oft sehr klare netzartige Faserdurchflechtung an der Oberfläche der temporalen und nasalen Teile. Diese hat Richter auch bemerkt und als „feine unregelmäßige Riffelung“ bezeichnet. Es mache den Eindruck „als ob das feine Bälkchen und Maschenwerk der Irisfortsätze, das sich ringsherum in der Tiefe des Iris-Korneawinkels vorfindet und die Spatia anguli iridis einschließt, hier auf der Oberfläche der Iris ganz allmählich abklinge“ (Richter 1911).

Es läßt sich aber leicht an Flachschnitten nachweisen, daß es sich dabei nicht um eine zusätzliche mehr oder weniger zufällige Oberflächenstruktur als Fortsetzung des Iridiswinkelgewebes handelt, sondern um eine regelmäßige Gitterarchitektur des Bindegewebes der Iris selbst, die nur hier bis an die Oberfläche hin

sichtbar wird. Es erscheint also nötig, die angeführten Untersuchungen nach dem konstruktiven Gesamtaufbau hin zu ergänzen und die Vorstellungen über den Bewegungsmechanismus durch die neuen Ergebnisse zu erweitern.

Es hat sich mir ergeben, daß der Regenbogenhaut der genannten Haussäugetiere ein einheitlicher Bauplan zugrunde liegt, der eine Modifikation und Spezialisierung derjenigen Verhältnisse darstellt, wie wir sie bei runder Pupille fanden. Ich werde zunächst diesen allgemeinen Bauplan am Beispiel der querovalen Form schildern und erst später auf die Unterschiede bei den Arten eingehen.

Richter hat an der querovalen Regenbogenhaut vier Quadranten unterschieden, den temporalen, nasalen, frontalen und maxillaren, in deren Bereich der Pupillenumfang jeweils eine verschiedene Krümmung aufweist.

Während nun bei der Regenbogenhaut mit runder Pupille Umfangsvergrößerung und Flächenbewegung in allen Abschnitten gleichmäßig vor sich geht, laufen hier beide Vorgänge in allen vier Quadranten verschiedenartig ab. In den seitlichen Quadranten wird der Umfang nur geringgradig vergrößert bzw. verkleinert, die Fläche entsprechend wenig bewegt. Das Hauptmaß der Umfangs- und Flächenbewegung findet dagegen frontal und maxillar statt. Dabei gilt für die grundsätzliche Funktionsmechanik Ähnliches wie für die runden Formen, wenn auch der Mechanismus hier wesentlich komplizierter abläuft.

Es ließen sich daher auch bei Pferd, Rind, Schaf, Schwein und Katze ähnliche bindegewebige Strukturen nachweisen wie bei den oben beschriebenen Tieren.

Die kollagenen Fibrillen sind auch hier zu mehr oder weniger dicken Bündeln zusammengefaßt, die von beiden Seiten kreuzend in großen Bogenzügen zum Pupillarrand ziehen (Abb. 14). Dabei wechseln die Kreuzungswinkel nicht allein von pupillar nach peripher, sondern auch in den verschiedenen Quadranten. An den Schmalseiten finden sich im allgemeinen mehr spitze, an den Breitseiten mehr stumpfe Kreuzungswinkel. Die seitlichen Quadranten verhalten sich also in bezug auf die Bindegewebs-Anordnung so, als ob sie Abschnitte einer miotischen, die andern, als ob sie Abschnitte einer mydriatischen Regenbogenhaut wären.

Es handelt sich wieder um ein dreidimensionales Bogengittergefüge. In der Peripherie sammeln sich die vorderen Faserschich-

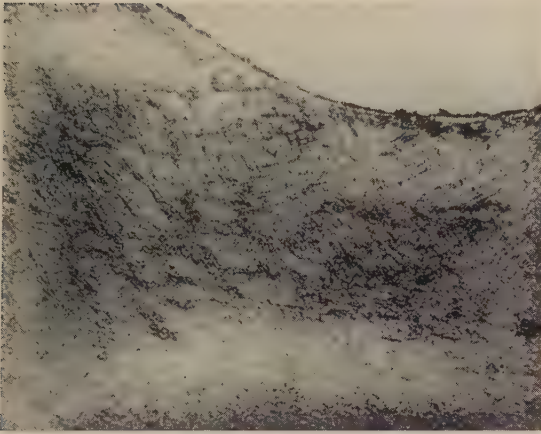


Abb. 14. Schwein, Regenbogenhaut, Übergangsstelle vom frontalen zum temporalen Quadranten, Mydriasis, Gefrierschnitt  $50\mu$  flach, halbd pigmentiert, Panphot, Vergrößerung 32fach  
 Man erkennt die Anordnung der Pigmentzellen zu Bogengitterzügen, die der Architektur der kollagenen Fasern entspricht. Sie reichen bis an die Iriswurzel (in der linken unteren Bildecke sichtbar)

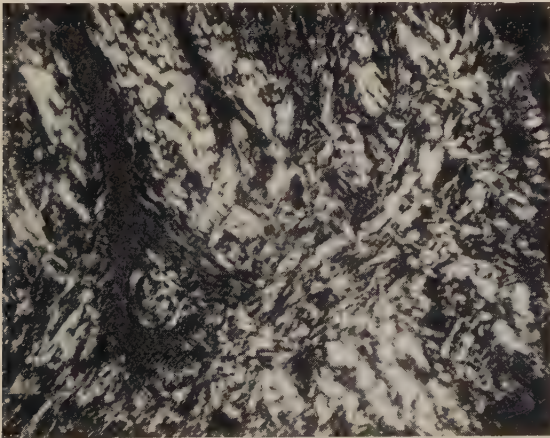


Abb. 15. Schaf, Übergangszone von Iris in Ziliarkörpergewebe. Gefrierschnitt, flach  $150\mu$  polarisiertes Licht

Über dem Bereich der Ziliarfortsätze. Das Bindegewebe zeigt eine spitzwinklig kreuzende Anordnung. Nach unten weichen die Fasern auseinander und biegen in ein Ringgitter ein, von dem aus die Fasern wieder in das Bogengitter der Iris abstrahlen. Rechts oben ist das Pigmentepithel des Ziliarkörpers angeschnitten

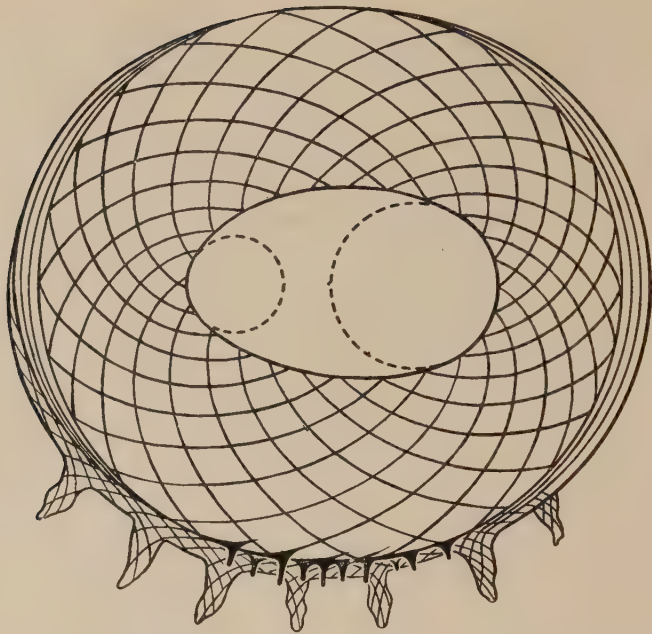


Abb. 16. Schema der Faseranordnung bei Irides mit querovalen Pupillen  
Das Schema gilt auch für längsovale Pupillen (Katze), wenn es um  $90^\circ$  gedreht und an den  
Schmalseiten stärker zusammengefaßt gedacht wird

ten zu runden derben, oft sehr kurzen Strängen, die radiär an der Hornhauthinterfläche ansetzen. Die tieferen Schichten strahlen in einen konzentrischen Faserring am Übergang zum Ziliarkörper ein in den auch die Fasern der Ziliarfortsätze oft unter langen arkadenförmigen Bögen einbiegen (Abb. 15 und 16). Das Bindegewebe der Ziliarfortsätze weist keinen rein radiären Bau auf, sondern die Fasern kreuzen unter sehr spitzen Winkeln, was sich am Polarisationsmikroskop deutlich nachweisen läßt (Abb. 15). Gegen die Übergangszone zur Regenbogenhaut weichen diese Faserzüge immer stärker auseinander und bauen das erwähnte zirkuläre Ringgitter mit auf. Dieses wird korneawärts immer feinfaseriger, lockert sich auf und wird so zum Gerüstwerk der Kammerbucht. In diese Bindegewebsarchitektur ist die Muskulatur entsprechend eingebaut. Der Sphinkter ist so fein in den pupillaren Teil des kollagenen Bogengitters eingelagert, daß er bei Kontraktion oder Erschlaffung das ganze Gefüge mit verstellen muß. Der Bau ist grundsätzlich nicht verschieden von demjenigen des Menschen, aber in den Quadranten jeweils in einem anderen morphologischen Zustand. An



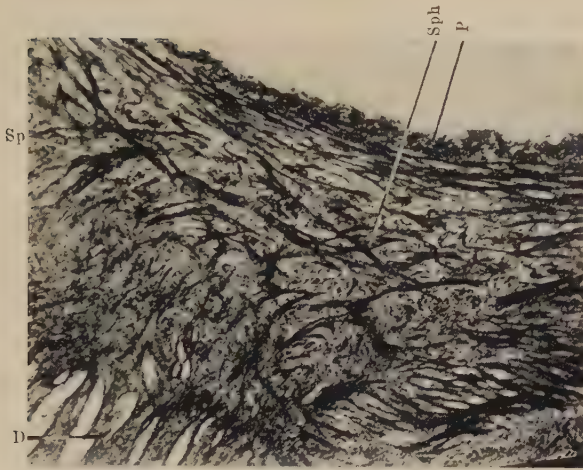


Abb. 17. Rind, Muskelanordnung an den Schmalseiten, Flachschnitt  $50\mu$ , Azan, Panphot, 32fach

Zeichenerklärung: D=M. dilatator, Sph=M. sphineter, Sp=Speichenbündel, P=Pupillarrand  
Die spitzwinklige Gitterarchitektur des Sphinkters an den Schmalseiten der querovalen Pupille wird erkenntlich. Einzelne Speichenbündel, die in langen flachen Arkaden in den Muskel einstrahlen, sind getroffen. Die Anordnung ist einer miotischen Struktur der runden Irisformen vergleichbar

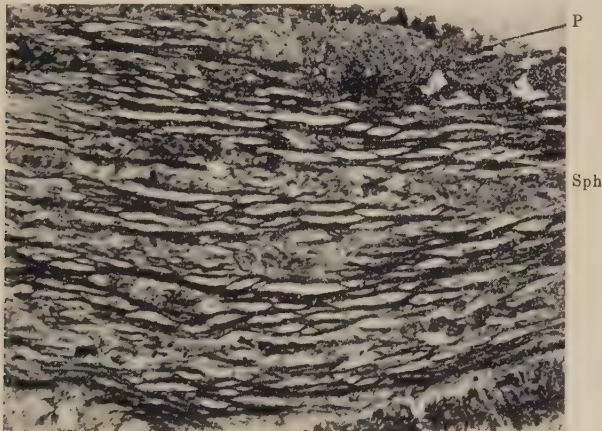


Abb. 18. Rind, Muskelanordnung an den Breitseiten. Derselbe Schnitt wie Abb. 17, Vergrößerung 32fach, Panphot

Zeichenerklärung: P=Pupillarrand, Sph = Sphinkterbündel  
Die Anordnung des Sphinkter an den Breitseiten als ein konzentrisches Geflecht, vergleichbar der mydriatischen Struktur der runden Formen, wird ersichtlich

den Schmalseiten erinnert der Bau des Sphinkter an die sonst bei Miosis vorkommende Raumanordnung: Die Bündel sind gegen den Pupillarrand aufgesplittert, werden immer feinfaseriger und konzentrischer. Ziliarwärts zu größeren Bündeln zusammengefaßt,

tritt die räumliche Gitterarchitektur mit ständig spitzer werdenden Winkeln immer klarer hervor, bis die langen Arkaden der Speichenbündel sichtbar werden (Abb. 17). Ein völlig anderes, sozusagen gegensätzliches Bild bietet der Sphinkter im frontalen und maxillaren Quadranten. Hier erscheint er als ein fast konzentrisch zur Pupille geordnetes Geflecht, wie es sonst der gedehnte Muskel bei Mydriasis zeigt. Auch die Speichenfasern sind kurz und mit plötzlichen Übergängen in die Radiärrichtung (Abb. 18). Auch der Dilator zeigt einen entsprechenden Bau, indem er an den Schmalseiten dünn, an den Breitseiten jedoch kräftig und mehrschichtig ausgebildet ist (Richter).

Die Muskulatur weist also in den verschiedenen Quadranten völlig gesetzmäßig und sozusagen anlagebedingt einen Bau auf, der uns bei den runden Formen nur von verschiedenen Funktionszuständen bekannt ist.

Es gewinnt von diesem Gesichtspunkt aus auch der Bau des Gefäßsystems ein erneutes Interesse.

Die arterielle Versorgung der Regenbogenhaut geschieht durch die langen Ziliararterien, die temporal und nasal in sie eintreten, sich meist in zwei Äste teilen, die zum circ. art. iridis maj. anastomosieren und die kapillaren Äste für Iris und Ziliarkörper abgeben (Zietschmann 1906, 1912). Der Circulus major liegt meist weiter peripher als beim Hund. Die anastomosierenden Stämme treten aber immer temporal und nasal ein, gleichgültig, ob hier die Schmalseiten mit ihrer geringen oder die Breitseiten mit intensiverer Flächenbewegung gelegen sind. Die Eintrittsstelle der Gefäße liegt also konstant und unabhängig vom Funktionsgeschehen.

Wenn man nun das Verhalten der Kapillaren in den verschiedenen Quadranten vergleicht, so fällt auf, daß die Anordnung nicht überall gleich ist. An den Schmalseiten ist die Kapillarisation geringer und die Gefäße laufen gradliniger, gestreckter zum Pupillarrand, während sich an den Breitseiten eine stärkere „Schlängelung“ abzeichnet, die dem Aufbau des Bindegewebssystems entspricht. Also auch hier zeigt sich wieder der gleiche „systemgerechte“ Einbau des Gefäßsystems wie er oben (S. 150) erläutert worden ist. Da die Verhältnisse bei Pferd, Rind und Schaf durch die Traubenkörner kompliziert sind, bilde ich das injizierte Gefäßsystem der Katze ab (Abb. 19, 20). In Abb. 19 und 20 habe ich die Gefäßverhältnisse an den Breit- und Schmalseiten gegenüber-

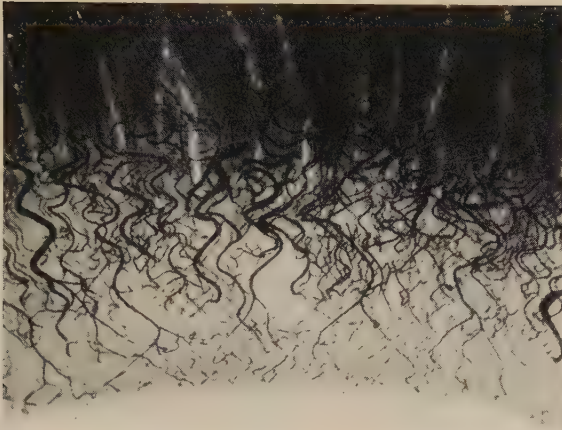


Abb. 19. Katze, seitlicher Quadrant. Vergrößerung 32fach, Panphot.  
Das Gefäßsystem liegt „systemgerecht“ im bindegewebigen Bogengitter, die größeren („mydriatischen“) Kreuzungswinkel spiegelnd (vgl. Abb. 20)

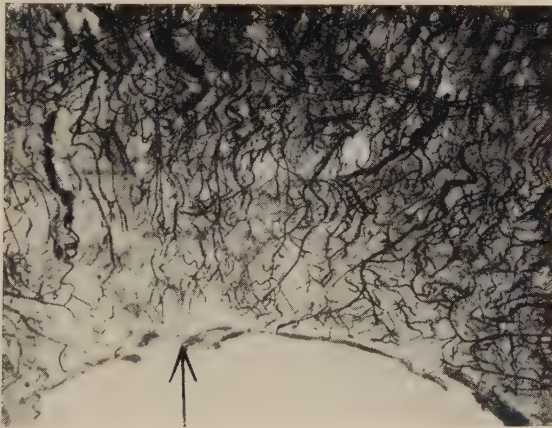


Abb. 20. Katze, oberer Quadrant. Vergrößerung wie Abb. 19.  
Das Gefäßsystem liegt „systemgerecht“ im bindegewebigen Bogengitter, die kleineren („miotischen“) Kreuzungswinkel spiegelnd (vgl. Abb. 19). Am oberen Bildrand wird die feine Kapillarisation der Oberfläche sichtbar. Beim Pfeil liegt die Knickungsstelle der Spaltpupille

gestellt. Es handelt sich um das gleiche Präparat. Man erkennt deutlich den gestreckteren sozusagen „miotischen“ Charakter der Kapillaranordnung an den frontalen und maxillaren Abschnitten (Abb. 20) und den stärker winklig gebogenen Verlauf mit „mydriatischem“ Charakter im temporalen und nasalen Quadranten der Katzeniris.

Es ergibt sich uns also, daß die Regenbogenhaut mit querovaler oder längsovaler Pupille insofern eine Spezialisierung gegenüber den runden Formen darstellt, als sie ständig nebeneinander verschiedenartige Formzustände enthält, die man bei runder Iris nur nacheinander als Funktionsänderungen ablaufen sieht. Dadurch ist für jeden Quadranten bei der Pupillenbewegung die Ausgangsstellung eine andere. Es werden sich also z. B. bei Pupillenverengerung an den Schmalseiten die Engerstellung des Bogengitters, die Streckung des Gefäßgewebes, die Aufsplitterung des Sphinkter usw. kurz, alle erwähnten Formveränderungen wesentlich eher erschöpfen, die Bewegungen sich langsamer vollziehen und dadurch gegenüber den Breitseiten zurückbleiben, weil die Ausgangsstellung bereits eine „miotische“ war. Hinzu kommt die geringere funktionelle Fläche, die an den Schmalseiten bewegt wird und die kleinere Umfangsbewegung. Dabei sind zwischen der temporalen und nasalen Seite selbst nochmal wieder kleinere Unterschiede, da die nasale mit ihrer etwas geringeren Krümmung und dem entsprechend abgewandelten Bau relativ größere Bewegungsausschläge ausführen kann als die temporale. Entsprechende, geringgradige Differenzen liegen auch zwischen frontalem und maxillarem Quadranten vor.

Die abgewandelte Pupillenform der Haussäugetiere und ihr Bewegungsmechanismus erklärt sich also aus einem unterschiedlichen konstruktiven Bau der Regenbogenhaut in ihren Quadranten, der nicht nur die Muskulatur, sondern ebenso Bindegewebe, Gefäßsystem und die übrigen Gewebsformationen betrifft.

Die Regenbogenhaut mit längsovaler Pupille (Katze) zeigt grundsätzlich keine andere Bauweise. Es wechseln nur die Quadranten in ihrer Lage um  $90^\circ$ , so daß die Schmalseiten in die Vertikale, die Breitseiten in die Horizontale rücken. Außerdem ist der Bereich der Schmalseiten so eng geworden, daß die allmählichen Übergänge wegfallen und mehr ein Knick entsteht. Damit fallen hier auch die kleineren Unterschiede bei den gegenüberliegenden Seiten fort.

#### **Der feinere Bau der Regenbogenhaut bei den einzelnen Tierarten mit quer- und längsovalen Pupillen**

Die querovale Regenbogenhaut unserer Haussäugetiere wird hinten durch den kreisförmigen Ziliarkörper temporal und nasal so überlagert, daß hier eine schmale halbmondförmige Überlage-



rungszone entsteht, der sogenannte „ruhende Teil“ (Richter). Dieser grenzt sich ab gegen einen kreisförmigen Innenteil, die eigentliche „funktionelle Iris“ (Richter). Außerdem kann man noch die Unterscheidung einer ziliaren und pupillaren Zone aufrechterhalten, die sich oft scharf gegeneinander absetzen (Rind, Schaf, Pferd) und durch obliterierte Gefäßstränge der embryonalen Pupillarmembran gekennzeichnet sein können. Die pupillare Zone ist in den seitlichen Quadranten schmaler und dünner. Der ruhende Iristeil ist von der Vorderseite erkenntlich durch kräftige, dicht aneinandergelagerte bindegewebige Lamellen von rein zirkulär-paralleler Anordnung, die erst gegen die Pupillarzone in die kreuzenden Bogenzüge umbiegen. An den Breitseiten findet sich ein derartiger parallelfasriger Ring nicht. Damit entspricht wiederum die bindegewebige Struktur den funktionellen Beanspruchungen.

Beim Schwein findet sich eine besonders prägnante Regelmäßigkeit der Bogengitterstrukturen auf dem Flach- und Querschnitt (Abb. 14). Man kann oft schon bei der Oberflächenbetrachtung im Pupillarabschnitt gröbere Stränge erkennen, die den Trabekeln der menschlichen Iris krausca entfernt ähnlich sehen und deutlich den bindegewebigen Aufbau verraten. Die ganze Oberfläche ist durch ein graziles Pigmentzellennetz charakterisiert und hier nicht so deutlich in eine Schein- und Funktionsiris zu trennen. Spiralförmige Bindegewebsfasern (Korkziehersystem) vor der Bruchschenden Membran waren nicht deutlich nachzuweisen; ebenso wenig elastische Fasern. Der Regelmäßigkeit der Bindegewebsstrukturen entspricht die Anordnung der Gefäße. Der Circ. art. maj. liegt weiter peripher als beim Hund, meist im Gebiet der Iriswurzel. An der Oberfläche findet sich ein sehr feines Kapillarnetz, das mit einer wunderbaren Exaktheit die bindegewebigen Faserrichtungen spiegelt. Auch die übrigen Gefäße liegen auffallend schön systemgerecht.

Der Bau der Muskulatur wie auch der Bindegewebsgitter unterscheidet sich wenig an den Breit- und Schmalseiten. Damit stellt die Schweineiris einen Zwischentyp zwischen runder und querovaler Form dar. (Siehe auch Barth 1927).

Schaf und Rind gehören zu den Tieren mit Traubenkörnern (Lange 1901, Zietschmann 1905). Dadurch kompliziert sich der Aufbau ihrer Regenbogenhaut, besonders im frontalen und maxillaren Quadranten, indem das Bindegewebe der zahlreichen radiären Gefäße in diesen Quadranten den strukturellen Aufbau überlagert und undeutlich macht. Im „ruhenden Teil“ der Iris finden sich immer die parallelen Ringzüge, von denen sich die Bogenfasern für die temporalen und nasalen Gittersysteme abspalten. Elastische Fasern fand ich keine.

Besonders interessant ist das Gefäßsystem. Der Circ. art. maj. liegt meist im Bereich der Iriswurzel, besteht aber häufig aus mehreren langen, parallel miteinander laufenden Ästen, die nicht alle untereinander

anastomosieren. Von hier aus gehen die arteriellen Kapillaren zur Versorgung von Iris und Ziliarkörper aus. Sie verlaufen meist in großen schrägen Bögen konvergierend dem Pupillarrand zu, während die Venen ein besonders reiches, über die ganze Regenbogenhaut radiär verlaufendes System bilden. In den seitlichen Quadranten ist die Kapillarisation weniger stark. Dagegen finden sich besonders im oberen Bereich zahlreiche radiäre Venen, die am Pupillarrand in langen Arkaden miteinander anastomosieren. An bestimmten Stellen dringen Kapillaren in die Traubenkörner ein, spalten sich dort rasch auf und bilden merkwürdige Schlingen und Knäuel. Diese sammeln sich wieder zu kräftigeren Gefäßen, die das Traubenkorn verlassen und in das venöse Randschlingennetz einmünden.

Diese Verhältnisse sind sehr ausgeprägt beim Schaf und Pferd. Das Rind, das meist nur Andeutungen von Traubenkörnern am Pupillarrand aufweist, zeigt nur die starke Kapillarisation der oberen und unteren Quadranten, die spiralig- und mäanderartig aufgeknäulten Gefäße, das Anastomosennetz am Pupillarrand und die reichlichen Radiärvenen. In den seitlichen Quadranten kommen derartige Gefäßbildungen nicht vor. Über den Aufbau und die Gefäßverhältnisse der Traubenkörner möchte ich jedoch in einer gesonderten Arbeit berichten.

Die Muskulatur unterscheidet sich im Gegensatz zum Schwein an den Breit- und Schmalseiten erheblich (s. Abb. 17 und 18). Immer ist das Sphinkterband temporal und nasal schmaler und die spitzwinkelige regelmäßige Durchkreuzung mit den Dilatorarkaden intensiver. Häufig fällt die andere Färbbarkeit beider Regionen auf. Temporal-nasal tritt bei Azokarminfärbung das Rot meist leuchtender und heller hervor, während der gleiche Schnitt frontal-maxillar mehr bläulich tingiert erscheint. Die Querschnittsverhältnisse hat Richter (1909) ausführlich geschildert.

Auch beim Pferd ist derselbe Bauplan verwirklicht wie beim Schaf und Rind. Die Bindegewebsarchitektur tritt besonders klar hervor. Auffallend reichliche Ringzüge (Zietschmann 1906) fand ich nicht. Eine schmale Ringfaserschicht liegt wie immer in den seitlichen Quadranten über der sog. „ruhenden Iris“ (Abb. 16); frontal und maxillar handelt es sich jedoch um flache, aber regelmäßige Faserkreuzungen des Bogengitters. Die „fascienartige fibröse Platte“, die Richter (1911) an den Schmalseiten beschrieben hat, erweist sich auf Flachschnitten als ein Teil der kollagenen Bogengitter. Dagegen kann ich das Vorkommen von elastischen Fasern bestätigen (Richter 1911).

Die Muskulatur ist an den gegenüberliegenden Quadranten nicht so different ausgebildet wie beim Schaf und Rind, obwohl auch seitlich die spitzeren Kreuzungswinkel des Sphinkter, die längeren arkadenförmigen Einstrahlungen des Dilator usw. deutlich sind.

Im übrigen findet man beim Pferd ein sehr feingliedriges, reichliches Pigmentzellensystem, eine starke Vascularisierung, besonders des oberen Quadranten und eine mächtige Ausbildung der Traubenkörner (Lange 1901, Stein 1902, Zietschmann 1905).

Etwas modifizierte Verhältnisse findet man bei den Feliden mit längsovaler spaltförmiger Pupille, von denen ich bisher nur die Katze

untersuchen konnte. Hier tritt wieder eine klare, regelmäßige Bindegewebsarchitektur auf, was wahrscheinlich mit dem Fehlen der Traubenkörner in Zusammenhang steht. Die einzelnen kollagenen Fasern sind kräftig und gröber gebündelt (Zietschmann 1906, Raselli 1923) und gleichen in ihrer Ausbildung denen des Hundes. In der Peripherie lockern sich die oberflächlichen Fibrillenzüge schon in der Ziliarzone auf und bündeln sich zu den Sammelsträngen, die am Hornhautendothel ansetzen. Im Vergleich mit der querovalen Regenbogenhaut sind hier die Schmalseiten in die Vertikale verschoben und auf engem Raum zusammengedrängt. Dadurch kommen die langsamen Übergänge in Wegfall und der Unterschied der Strukturen tritt deutlicher hervor. In einem Fall starker Mydriasis fand ich an den Schmalseiten Gitterwinkel von  $58^\circ$ , während sie an den gegenüberliegenden Seiten ungefähr  $127^\circ$  betrugen.

Auffallende Unterschiede findet man auch im Bau der Muskulatur. Die flachen Bögen des Sphinkter im temporalen und nasalen Quadranten biegen frontal und maxillar plötzlich sich überkreuzend steil zum Pupillarrand um, so daß hier fast gotische Spitzbogenfiguren zustande kommen. Raselli (1923) hat nach Querschnittsbildern von einem muskulären Zwickel gesprochen. Es handelt sich wiederum nur um jenen — hier besonders deutlichen — „miotischen“ Formzustand des Sphinkter, der jedoch nichts mit dem jeweiligen Funktionszustand zu tun hat, sondern lediglich eine andersartige Struktur darstellt.

Der Dilatator bildet an der Iriswurzel arkadenförmige Bögen, die mit dem Ziliarmuskel ohne Zwischensehnen anastomosieren.

Entsprechend dem bindegewebigen Aufbau ist auch das Gefäßsystem regelmäßig systemgerecht ausgebildet (Abb. 19 und 20). Der Circ. art. major liegt hier in der Regenbogenhaut selbst, meist in der Ziliarzone als ein einfacher, geschlossener Gefäßring. Die Kapillaren verlaufen entsprechend dem bindegewebigen Gitter (Abb. 19 und 20). Ein sehr feines, langgestrecktes Kapillarsystem begleitet den Circulus maj. an der Oberfläche ohne bis zur Pupillazone vorzudringen. Abb. 20 läßt noch einige dieser Kapillarbündel erkennen, die ich bei anderen Tieren in der Art nicht fand.

Zum Schluß möchte ich Herrn Prof. D a b e l o w, meinem verehrten Chef und Lehrer, für die Überlassung des interessanten Themas, der regen Anteilnahme am Fortgang der Untersuchungen, sowie für die großzügige Bereitstellung der Mittel des Instituts ergebenst danken.

### Ergebnisse der Untersuchungen

Das bisher ungeklärte Problem der Funktionsmechanik der Regenbogenhaut wird beim Menschen und bei einigen Säugern (Hund, Kaninchen, Meerschweinchen, Rind, Schwein, Pferd, Schaf, Katze) neu bearbeitet.

Es ergibt sich, daß der Regenbogenhaut aller untersuchten Tiere einschließlich des Menschen ein einheitlicher Bauplan zugrunde

liegt, gleichgültig, ob sie eine runde, quer- oder längsovale Pupille besitzen. Dabei zeigen sich die atypischen Formen als spezialisierte Differenzierungen eines allgemeineren Typus beim Menschen und den Tieren mit runder Pupille, die V. Franz (1934) als die älteste der Säuger bezeichnete.

1. Die Rundpupillenform der Regenbogenhaut weist in den vorderen Schichten eine spezielle, regelmäßige Anordnung des kollagenen Bindegewebes auf, die in bogenförmig sich überkreuzenden Fibrillenzügen besteht. Die Fasern ziehen von der Iriswurzel in beiden Richtungen schräg zum Pupillenrand und umfassen die Muskelbündel des Sphinkter schlingenartig (sog. Septen). Peripher verankert sich das System entweder radiär mit kurzen Sammelsträngen am Hornhautendothel oder zirkulär in einem feinfasrigen bindegewebigen Ringgitter, das dem Ziliarmuskel vorgelagert ist und in diesen übergeht.

2. Es handelt sich um ein 3-dimensionales kollagenes Bogen-gitter, das funktionell als „Blendensystem“ charakterisiert wird. Die tangentialen Kreuzungswinkel der Fasern sind vom Funktionszustand abhängig und betragen beim Hund pupillar von  $38-119^\circ$  (bei Pupillendurchmessern von 1,0–8,0 mm), ziliar dagegen  $115-150^\circ$ . Die Flächenbewegung ist also ziliar geringer als pupillar.

3. Da die Bogengitterfasern die äußeren Teile der Gefäßadventitia mit aufbauen, müssen die Gefäße bei der Funktion mitbewegt werden, d. h. sie sind „systemgerecht“ in die bindegewebige Architektur eingegliedert.

4. Elastische Fasern ließen sich im allgemeinen nicht nachweisen.

5. In den hinteren Irisschichten unmittelbar vor der Bruch-schen Membran und in den intermuskulären Räumen des Sphinkter findet sich eine korkzieherartige Anordnung des kollagenen Bindegewebes und entsprechende Korkziehergefäße.

6. Der M. sphincter zeigte einen ähnlichen strukturellen Aufbau wie das Bindegewebe. Die einzelnen Fasern, die ein echtes Syncytium bilden, sind zu Bündeln zusammengelagert, die sich im Sinne eines dreidimensionalen, regelmäßigen Gittersystems durchkreuzen und verflechten. Bei der Kontraktion splitteln sich die Bündel auf, die Kreuzungswinkel werden spitzer und die Speichenbündel zu langen Arkaden gedehnt.

7. Beim Menschen kann der beschriebene Strukturaufbau in



Einzelfällen, in denen die Kryptenbildung durch Reduktion des Endothels über die ganze Iris fortgeschritten ist, intravital am Spaltlampenmikroskop beobachtet werden. Er ist zarter und feingliedriger als bei Tieren.

8. Bei Tieren mit querovaler Pupille (Rind, Schwein, Schaf, Pferd) findet sich die gleiche Bindegewebsanordnung, jedoch ist die Winkelstellung der Gitter im allgemeinen temporal-nasal kleiner, d. h. mehr der miotischen Funktionsstellung runder Formen vergleichbar und frontal-maxillar größer, d. h. „mydriatischer“. Eine entsprechende gegensätzliche Ausgangsstellung kann an Gefäßsystem und Muskulatur nachgewiesen werden.

9. Damit ergeben sich hier für den Funktionsmechanismus andere Voraussetzungen. Bei Pupillenverengung muß sich die Bewegung an den Schmalseiten früher erschöpfen. Sie besteht daher hier weniger in einer Flächenbewegung im Zusammenhang mit entsprechenden Umfangsveränderungen des Pupillarrandes, als in einer Zunahme der Pupillarkrümmung. Daraus resultiert die ovale Pupillenform bei Miosis.

10. Beim Rind, Schaf und Pferd kompliziert sich der Bau der Regenbogenhaut durch das Auftreten von Traubenkörnern. Das Gefäßsystem weist daher frontal und maxillar Besonderheiten auf in Form einer stärkeren Vaskularisierung, langen, arkadenförmigen Gefäßanastomosen am Pupillarrand und merkwürdigen Gefäßknäueln im Traubenkorn selbst.

11. Bei der längsovalen Spaltpupille der Katze ist der gleiche Bauplan nachweisbar, jedoch um  $90^\circ$  gedreht. Die Schmalseiten sind auf so engem Raum zusammengedrängt, daß bei Miosis statt einer allmählichen Krümmung ein Knick entsteht. Traubenkörner kommen nicht vor.

## Der Bau der Regenbogenhaut beim Menschen und einigen Säugern

### Zusammenfassung

Die Iris ist nicht radiär gebaut, sondern zeigt eine Faserarchitektur aus sich bogenförmig überkreuzenden kollagenen Fibrillen. Dieses „Blendensystem“ wird von der Muskulatur gestellt und kann seinerseits das Gefäßsystem bewegen. Bei Tieren mit Spaltpupillen findet sich die gleiche Faserstruktur, jedoch mit anderen „Funktionsstellungen“ in den Quadranten. Der Funktionsmechanismus aller Formen wird untersucht.

## **О строении радужной оболочки у человека и некоторых млекопитающих**

### **Краткое содержание**

Строение радужной оболочки не радиально, а обнаруживает волокнистую структуру из дугообразно перекрещивающихся коллагенных волокон. Эта «диафрагмальная система» задвигается мышцами, и сама она может регулировать сосудистую систему. У животных со щелевидным зрачком имеется та же волокнистая структура, но с иным «функциональным положением» в отдельных квадрантах. Исследуется функциональный механизм всех форм.

## **On the Structure of the Iris in Man and some Mammals**

### **Summary**

The structure of the iris is not radiate, but shows a fibrous architecture of collagenous fibrils, running in crossing archs. This diaphragmatic system is moved by muscles and can, for its part, regulate the vascular system. In animals with a slit pupil there is found the same fibrous structure, yet with other "functional positions" in the different quadrants. The functional mechanism of all forms is studied.

## **La structure de l'iris chez l'homme et quelques mammifères**

### **Résumé**

L'iris n'est pas d'une structure radiaire, mais présente une architecture composée de fibrilles collagènes se croisant en arc. Ce «système de diaphragme» est déplacé par la musculature et peut, de sa part, mouvoir le système vasculaire. Chez les animaux ayant des pupilles à fente se trouve la même structure fibreuse, qui pourtant présente d'autres «positions fonctionnelles» dans les carrés. L'auteur étudie le mécanisme fonctionnel de toutes les formes.

### **Schrifttum**

Bakker, A.: D. interstitiellen Zellen von Cajal in der Iris (Neederl. tijdsch. Geneesk. 3185—3186 (1942) holländ.). — Barth, K. A.: Der Bau der Iris des Schweines unter spez. Berücksichtigung des Muskelapparates und des Funktionszustandes. Arch. Ophthalm. (D.) 119 60—76 (1927). — Baum, H. und Zietschmann, O.: Handb. d. Anat. des Hundes n. Zietschmann, Bd. 1, 2. Aufl. Berlin 1936. — Baurmann, M.: Über das Ziliarfortsatzgefäßsystem. Ber. üb. 48. Zusammenkft. d. ophthalm. Ges. 364—371 (1930). — Becher, H.: Der

konstruktive Bau der Sklera. Anat. Anz. Suppl. 75, 104 (1932). — Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen II, 2 (1940). Ders.: Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes Verh. anat. Ges., Anat. Anz. 72, 95—123 (1931)). — Anatomie funktioneller Systeme. Morph. Jb. 65 (1930). — Ders.: Blutgef. u. Herz in Möllendorff. Hdb. d. mikrosk. Anat. des Menschen VI/1, 1—232. — Boeke, J.: Innervationsstudien III. Die Nervenversorgung des M. ciliaris und M. Sphincter iridis bei Säugern und Vögeln. Z. mikroskop.-anat. Forsch. 33, 233—75 (1933). — Bovers, E.: Experim. Studien zur funktion. Struktur d. bindegewebigen Augenhülle. Gegenb. Morph. Jb. 83, 175—200 (1939) H. 2. — Bovert, Helm. v.: Ein Beitrag zur Frage der Alterserscheinungen am Pferdeauge. Quakenbrück: Kleinert 34 (1939). Hannover, tierärztl. Diss. — Conti, V.: Sulla struttura del corpo ciliare e del iride. Ricerche istologiche. Arch. ital. Anat. vol. 35, Fasc. 3, 413—429 (1935). — Eberwein, H.: Albinismus oculi beim Schwein. Diss. Leipzig 1920. — Ellenberger-Baum: Hdb. d. vergl. Anat. der Haussäugetiere, 18. Aufl., Berlin 1943. — Eppenstein, A.: Untersuchungen über den Gehalt an elast. Fasern unter normalen u. path. Verh. Diss. Berlin 1912. — Eversbusch: Vgl. Studien über d. feineren Bau der Iris. Z. vergl. Augenhk. 1, 49 (1882). — Ders.: Vgl. Studien über den feineren Bau der Iris der Säugetiere II., Musk. d. Iris. Z. vergl. Augenhk. 3, 33 und 145 (1885). — Faber, C.: Der Bau der Iris d. Menschen u. d. Wirbeltiere, Leipzig 1876. — Fischer, E.: Die konstruktive Anordnung der kollagenen Fasern in der Sklera und den Sehnervenscheiden des Rinderauges. Z. Anat. u. Entw.gesch. 101, 168—210 (1933) H. 2. — Forsmak: Zur Kenntnis der Irismusk. d. Menschen, ihr Bau u. ihre Entwicklung. Akad. Abh. Stockholm. Jena: G. Fischer 1904. — Franz, V.: Das Sehorgan in Oppel. — Lehrbuch d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere, Jena Te. 7 (1913). — Zool. Jb. Physiol. 49, (1931); 52 (1932). — Hdb. d. vergl. Anat. Wirbeltiere, v. Bolk, Göppert II/2 (1934). Vgl. Anat. d. Wirbeltierauges 989—1292. — Freerksen, E.: Die Struktur d. menschl. Iris und ihre Vererbung. Z. Anat. u. Entw.gesch. 109, 207—30 (1938). — Fritz, W. S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Anat. usw. 3, 115 (1906). Fuchs, E.: Zur Anatomie der Iris. Klin. Mbl. Augenhk. 23, 467—78 (1885). — Ders.: Über den Sphincter pupillae. Kl. Mbl. Augenhk. 61, 1—9 (1918). — Ders.: Über die Ziliargefäße. v. Graefe Archiv 122, 219—39 (1929) H. 2 und 3. — Grignolo, A.: Aspetti morfologici del componente elastico nell' iride. Rass. ital. Ot. ecc. 9, 259—281 (1940). — Goerttler, K.: Die Gestaltungsfähigkeit des quergestreiften Muskelgewebes unter dem Einfluß experimentell abgeänderter Funktionsbedingungen. Verh. dtsch. orthop. Ges. 30, 34—40 (1935). — Die Differenzierungsbreite tierischer Gewebe im Lichte neuer experimenteller Untersuchungen. S.-B. Heidelbg. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. Jg. 1938. 8. Abh. Heidelberg 1939. — Graf, P.: Eigenartige Strukturverhältnisse in der menschl. Uvula. Z. Anat. u. Entw.gesch. 114, 399—419 (1949). — Grynfeldt, I.: Le muscle dilatateur de la pupille chez les mammifères. Ann. Ocul., Tom. LXXI, (1898).

— Note sur la structure des fibres musculaires lisses. D'origine épithéliale dans les sphincters de l'iris. Bull. de l'Assoc. Anat. Nr. 25, C. t. Réun. méd.-chir. Morph. **26**, 228—232 (1931). — Gutmann: Über kollagenes und protoplasm. Gewebe d. menschl. Iris. Z. Augenhk. **10**, 8 (1903). — G. Häggquist: Die Gewebe in Möllendorffs Handb. d. mikrosk. Anat. **II/3**, 1—243 (1931). — Hauschild, M. W.: Untersuchungen über Pigmentation in d. Auge versch. Menschenrassen u. d. Pigmentation in dem Säugetierauge überhaupt. Z. Morph. u. Anthrop. **12** (1910). — Heerfordt: Stud. über d. Musk. dilat. pupillae. Anat. Hefte XIV, (1900). — Hesch, M.: Über Pigmentiergr.-Verh. i. d. menschl. Iris nach Alter u. Geschlecht, Beziehungen zu Augenfarbe, Struktur u. Ring. Verh. Ges. phys. Anthrop. **5**, 9—25, (1931). — Hueck, W.: Pigmentstudien. Ziegl. Beitr. zur allg. Path. u. path. Anat. **54**, 68—232 (1912). — Kiribuchi, Über d. elast. Gewebe im Auge nebst einigen Bemerkungen über d. Dilat. pupillae. Arch. Augenhk. **53**, 177 (1898). — Klinge, E.: Die inneren Irisschichten der Haussäugetiere. Anat. Hefte **36** (1908) H. 110. — Koeppe, L.: Die ultramikroskopischen Erforschungen des lebenden Auges u. ihre Ergebnisse. Leipzig E. Bircher, 1926, 270. — Ders.: Das optisch-histologische Verhalten des lebenden vorderen Bulbusabschnittes usw. Graefe Archiv **102** (1922). — Die normale Histologie des lebenden Auges. Gesamtüberblick. Erg. Anat. **23** (1921) 340. — Körber, Iriszeichnung u. Irisgefäße. Z. Augenhk. **15** (1906) 111. — Koganei, I.: Untersuchungen über d. Bau der Iris d. Menschen u. d. Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. **25** (1885) 1,1—46. — Kolmer-Lauber: Das Auge. Möllendorffs Hdbch. d. mikrosk. Anat. **III/2**, 183—230 (1936). — Kopffhammer, I.: Vergl. Untersuchungen an d. Lederhaut, Hornhaut, Regenbogenhaut u. Aderhaut d. Rinder- auges. Graefe-Arch. Ophthalm. **144**, 1—2, 182—185 (1941). — Ernst Kraupa, Ziliare Irisgefäße als kongenitale Anomalie. Klin. Mbl. Augenhk. **73** 145—149 (1924). — Lange, Untersuchungen über Vorkommen u. Beschaffenheit der Traubenkörner bei einigen Haussäugetieren. Arch. wiss. u. prakt. Tierheilk. **27** (1901). — Lauber, H.: Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Abt. 1, **18** (1902). — Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte u. Anatomie der Iris u. des Pigmentepith. der Netzhaut. Graefe Arch. **68**, 1 (1908). — Ders.: Das Auge in Möllendorffs Handbch. d. mikrosk. Anat. **III/2** (1936). — Leber, Th.: D. Zirkulations- u. Ernährungsverh. d. Auges in Graefe-Saemisch, Handbch. d. ges. Augenheilk., 2. Aufl. Bd. 2 (1903). — Leuckert: Organologie des Auges in Graefe-Saemisch, Handbch. d. ges. Augenh. 1. Aufl., II. Bd., 2. Tl. 145 (1876). — Magnussen, K.: Zur Bestimmung der Irisstruktur im menschl. Auge. Erbarzt **11/4**, 85—91 (1943). — Michel, Julius: Die histolog. Struktur des Irisstromas. Programm zum Eintritt in die med. Fakultät zu Erlangen, Erlangen, 1875, 365. — Ders.: Über Iris u. Iritis. Arch. f. Ophthalm. **27**, II, 171 (1881). — Mollier, G.: Der Bau des menschl. Ziliarmuskels. Verh. anat. Ges. Anat. Anz. **85**, 240—251 (1938). — Münch: Über die muskul. Natur des Stromazellnetzes d. Uvea. Z. Augenhk. **12**, 525 (1904). — Ders.: Über d. Mechanik der Irisbewegung.



Arch. f. Ophthalm. **64** (1906). — Raselli, A.: Morph. u. Funkt. üb. d. Muskelapp. i. d. Iris d. Katze v. Graefe-Arch. f. Ophthalm. **111**, H. 3/4 (1923). — Redslob: Sur l'appareil dilateur de l'iris. Soc. franc. ophthalm. (1928). — Reitsch: Säugetierauge u. Menschenauge. Klin. Mbl. Augenhk. Jg. 1928, Bd. 80, 537—541 (1928). — Richter, H.: D. muskulöse Apparat der Iris des Schafes u. seine Beziehungen zur Gestalt der Pupille. Diss. Zürich u. Graefe Arch. **70** H. 3 (1909). — Ders.: Beitrag zur Anat. d. Iris d. Pferdes, Habil. Schr. Bern 1911. Arch. vergl. Ophthalm., Bd. 2, 327 (1911). — Rischard: Sur la vraie valeur des muscles de l'iris. Bull. Histol. appl. Tom. 8, No. 1, 21—26 (1931). — Schieck, F., u. Brückner, A.: Kurzes Handbuch der Ophthalmologie, Bd. I (1930). — Schneider, K. M.: Pupillengestalt vieler Säugetiere. Neue psycholog. Studien **6** (1930/31). Ref. V. Franz in Zool. Bericht **28** 233 (1931/32). — Schwarz, S.: Über das Mausauge, seine Akkomodation und über das Spitzmausauge. Diss. 1935, Jena, Fischer. — Sondermann, R.: Beitrag zur Kenntnis der Irisentwicklung. Graefes Arch. **133**, H. 1, 67—74 (1934). — Ders.: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Kammerwinkels und angrenzender Organe. Graefes Arch. **126** 173 (1931). — Stein: Über einen eigentümlichen Befund am Pferdeauge. Klin. Mbl. Augenhk. **40** H. 1, 286 (1902). — Strauß, A.: Über die Bleichung des Melanins. Z. wissensch. Mikrosk. u. mikr. Technik **49**, 123—125 (1932). — Streiff, Kryptenblatt u. Kryptengrundblatt der Regenbogenhaut u. die Entstehung der serösen Zysten a. d. Vorderseite der Iris. Arch. Augenhk. **50** (1904). — Stutzer: Über das elast. Gewebe im menschl. Auge. Arch. f. Ophthalm. **45**, II, 322 (1898). — Szent Györgyi, A.: Z. wiss. Med. **13**, 23 (1914). — Vogt, A.: Lehrbuch u. Atlas der Spaltlampenmikroskopie des lebenden Auges Teil III, Iris, Glaskörper und Bindehaut. Enke 1942. — de Lieto Vollaro: Il tessuto elastico nell'iride dell'omo adulto e di alcune specie di vertebrati. Arch. Ophthalm. Bd. I, 49 (1910). — Wegner, W. u. Roese, H. F.: Eine Methode zum Studium d. überlebenden Auges. Arch. Augenhk. **105**, H. 4, 639—664 (1932). — Weninger, I.: Irisstruktur und Vererbung. Z. Morph. u. Anthrop. **34** (1934). — Weve, H.: Astigmatismus des Katzenauges u. Bedeutung der spaltförmigen Pupille. Arch. Ophthalm. **3**, 77—83 (1912). — Winnikow, I. A.: Experimentell-histol. Untersuchungen über die Kontraktilen Elemente der Regenbogenhaut. Biol. Z. **7**, 975—990 (1938), deutsche Zusammenfassung 991—92 (russ.). — Wolfrum, M.: Bau der Irisvorderfläche mit vergleich. anat. Bemerkungen. Graefes Arch. **109**, 406 (1922) und Graefes Arch. **108**, 106—153 (1922). — Ders.: Mikroskopische Anatomie der Regenbogenhaut in Graefe/Saemisch, Handbch. d. ges. Augenheilkd. I. Teil Bd. I, 2. Abt. Kap. III, 1, 1—209 (1926). — Zietschmann, O.: Vascularisation des Bulbus und seiner Nebenorgane. Verh. anat. Ges. **26**, 107—118 (1912). — Ders.: Die Traubenkörner unserer Haussäugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. **65**, 611 (1905). — Ders.: Akkomodation und die Binnenmuskul. des Auges. Schweizer Archiv f. Tierheilkd. **48**, 442—468 (1906). — Ders.: Das Sehorgan in Handbch. d. vgl. mikroskop. Anatomie der Haustiere v. Ellenberger, Berlin 1906, 422—565.

### Bücherbesprechungen

Kurt Goerttler, Entwicklungsgeschichte des Menschen (o. Professor der Anatomie an der Universität Freiburg/Br.). Ein Grundriß. Berlin-Göttingen-Heidelberg, Springer-Verlag. 1950. Preis DM 24,—

Dies Buch schrieb ein Autor, dem das Kind im Manne, das ewig fragende und selbst ins Metaphysisch-Jenseitige hineinrufende und Antwort heischende nicht verkümmerte; von einem sehr lebendigen Forscher, der sich die Gabe der starken Phantasie bewahrt hat, — der Phantasie im Sinne eines ihn ganz beherrschenden Müssens im Ordnen und im Beziehungsuchen, wie es am Grunde jeder Bemühung um echte wissenschaftliche Durchdringung einer Dingwelt am Werk sein muß, auf daß die durchsuchte Tatsachenwelt nicht ein „Wust“ von Tatsachen bleibe, unentwirrbar wie ein Weichselzopf, sondern damit man erkenne, daß in der „Wirklichkeit“, in der „Natur“ nicht Planlosigkeit, sondern der „Plan“ regiert; jener „Plan“, um den es auch geht, wenn es sich, wie in diesem Buch, um die Geschichtsschreibung seiner „Entwicklung“ im Werden von Tier und Mensch handelt.

Mit Sorgfalt, aber auch mit Leidenschaft, wird dann das Gebäude der Entwicklungslehre in Goerttlers Werk aufgeführt: beginnend mit einer kritischen Selbstbesinnung des Autors an den antiken historisch gewordenen Gedanken über Entwicklung, und anschließend sozusagen mit einer neuen Fundamentierung und breiten Grundlegung vom „Entwicklungsbegriff an sich“ in der Biologie. Wie in diesem Eingangskapitel der Weg durch lange Jahrhunderte hindurch, von den Vorsokratikern über die mittelalterlichen Entwicklungsdenker bis zu den Vorwehen und endlich zur Geburt des modernen Deszendenzgedankens geschildert ist, diese höchst lebendige Erlebnisskizze von der Stilistik und vom Stilwandel des Entwicklungsbegriffes bis in unsere neueste Zeit hinein ist für jeden Leser höchst aufschlußreich und selbst dann noch irgendwie erregend und neu, wenn er die Grundtatsachen als solche kennt, sie aber hier in dieser manchmal sehr ungewohnten und sehr persönlichen Sicht gedeutet findet. Dabei ist der Verfasser zum Glück alles andere als ein Pedant, denn, wie er eingangs ausdrücklich betont, mutet er uns durchaus nicht zu, ihm bis in jeden Winkel seiner notwendig subjektiven Deutungen verbindlich zu folgen. Im Gegenteil, in dem er überall das eigene Denken auch beim Anderen herausfordert und anfeuert, scheint mir seine Darstellungsart sehr zu belehren und besonders intensiv und fruchtbar zu sein. Und so braucht der interessierte und aufklärungshungrige Student nicht zu befürchten, daß ihm mit diesem Buch von seiner Alma Mater jemals unverbundenes, abgestandenes Wissen zuströme. Vielmehr sieht er sich einem begeisterndem echten Lehrer gegenüber, dem es Bedürfnis ist, ihn überall bis weit hinaus an die Grenzen des Forschens zu führen.

Schon hier in diesem Eingangskapitel ist die Methodik, wo immer es am Platze ist, die vergleichende und — im Gegensatz etwa zu der Einstellung Boenigs (mit dessen Leitfaden nicht mehr als eine

Titelähnlichkeit besteht) — wendet sich Goerttler gerade an die echten Studenten und werdenden Ärzte, die sich auch heute noch gern darüber belehren lassen wollen, wieso die Entwicklung des Menschen unter gar keinen Umständen erklärt und verstanden werden könne, ohne der vergleichenden tierischen Entwicklung das nötige Interesse entgegenzubringen; an Studenten, die auch bereit sind, diese oft erheblichen Mühen nicht zu scheuen des Endzieles halber, den Menschen in seiner Fundierung und Entwicklung wirklich tief zu begreifen.

Mit ein paar Worten nur sei der übrige reiche Inhalt des Buches kurz gedeutet.

Im Anschluß an Tschulok u. a. wird zunächst die wissenschaftlich-logische Begründung der Deszendenzlehre gegeben und ihr Beweis durch die morphologischen, embryologischen, chronologischen und tiergeographischen Daten. Die Schwierigkeiten bei der Stammbaumforschung werden sorgfältig erörtert. Im Prinzip wird die Aufzeichnung der möglichen speziellen Stammbaumvoraussetzungen für den Menschen skizziert und auch bildlich wiederzugeben versucht. Dabei wird die Abgrenzung des Menschen gegen das Tier überhaupt, auch psychologisch-seelisch im Rahmen seiner kulturellen Leistungen versucht.

Ein besonderes Kapitel gilt den Theorien zur Deszendenz (Lamarck, Darwin, Bolk u. a.) sowie den Vorstellungen über die speziellen faktoriellen Ursachen der Artumwandlung in heutiger Sicht. Eine neue Fassung des „Ursachenbegriffes“ wird in einem hochinteressanten Abschnitt versucht, in einem Kapitel, das uns wieder tief ins Philosophische führt. Über manches daraus ließe sich streiten, oder auch verhandeln: z. B. teilt der Referent einige Voraussetzungen bzgl. des „Kausalprinzipes“ nicht, fühlt sich aber mit Goerttler trotzdem wieder einig in manchen Schlußfolgerungen seines gedanklich sehr anregenden Versuches, welcher auf jeden Fall die Diskussion, nicht nur im Kreise unserer Studenten, sehr beleben wird!

Der Darstellung der Primitiventwicklung wird vorausgeschickt die Besprechung des Befruchtungs- und Reifungsproblems (morphologisch und kausalanalytisch), sowie das Vererbungsgeschehen in seiner Verankerung am Zellkern und am Plasma. Mit Recht hebt Goerttler die Rolle des Plasmas (gegenüber den gewohnten Lehrbuchdarstellungen) als besonders bedeutsam hervor, — wenn auch das Wissen über die plasmatische Seite des Erbgeschehens noch nicht bis ins einzelne spezifiziert kontrollierbar ist.

Den hochinteressanten Fragen nach zur Geschlechtlichkeit als Vererbungsproblem und nach der Sexualität- und Sexualitätsumstimmung in ihren chemischen Bedingtheiten wird angeschlossen die allgemeine Theorie der Sexualität als einer „bipolaren“ und „relativen“ (Max Hartmann, Moewus u. a.).

Die ersten Grundvorgänge der Primitiventwicklung werden vorwiegend am Amphibienkeim aufgezeigt. Furchung und Gastrulation werden ausführlich kinematisch gestaltungsanalytisch und



auch in ihrem Determinationsgeschehen gewürdigt. Die Vogtschen Vitalfärbungsversuche, ergänzt durch Goerttlers eigene, helfen auch schwierige räumliche Vorstellungen an seinen ingenieusen Abbildungen zu gewinnen. Es wird ein mutiger hypothetischer Versuch (auch schematisch-bildlich) unternommen, die Prochordaten- und die Amphioxusentwicklung auf die der Amphibien abzustimmen; ein Versuch, der vielleicht die Amphioxusforscher anregen wird, exakt festzustellen, ob sich gewisse, bisher unverständliche Widersprüche durch Nachuntersuchungen im Sinne der Goerttlerschen Auffassungen auflösen lassen würden. Die Betrachtung der Coelom- und Konkreszenztheorie und ihre Widerlegung durch Vogts Versuchsergebnisse bilden den Beschluß der morphologischen Gestaltungsanalyse.

Die folgende Darstellung des kausalen Determinationsproblems auf der Basis der Organisatorenlehre Spemanns, ergänzt durch einen Abschnitt über die Determinationsmittel scheint mir etwas knapp geraten. U. a. sind auch die Befunde des Referenten auf diesen Gebieten nicht eingearbeitet. Es ist freilich keineswegs einfach, die Gewichte in einem solchen Buch recht zu verteilen; und so ist es wohl auch zu verstehen, daß Goerttler, der selbst aus der Schule Vogts stammt, dessen Untersuchungen über die speziellen Unterschiede der Primitiventwicklung beim Frosch und beim Molch und die Entwicklung von deren hinteren Körperende ausführlicher bringt, als es ihrer grundsätzlichen Bedeutung im Rahmen eines solchen Grundrisses entspricht. Dadurch kommt anderes leicht etwas zu kurz.

Die erste Entwicklung des Kreislaufes mit dem Herzen wird noch am Amphibienkeim demonstriert. Es folgt die Frühentwicklung des Hühnchens mit der Erläuterung seiner Primitivstreifenkinematik. Die Darstellung des Dreiblätterkeims und der Mesodermverhältnisse leitet über zu einer vergleichenden Betrachtung der Gastrulationsverhältnisse (Homologien) von den Prochordaten zunächst bis zu den Vögeln, den Menschen als Ziel im Sinne; dies alles ist von originellen aufschlußreichen Bildern begleitet.

Dann folgt die Schilderung der Abfaltungsvorgänge beim Embryo mit der Bildung der embryonalen Anhänge, des Amnions der Allantoisblase usw., ferner die Blutgefäß- und Herzentwicklung, sowie diejenige der Coelomräume.

Mit der Säuger- und mit der Frühentwicklung des Menschen und ihren entsprechenden embryonalen Anhängen werden die verschiedenen Stufen der Placentation sorgfältig und einprägsam beschrieben, samt der mütterlichen Seite bei diesem Geschehen, also den Zyklusfragen, der Umstellung des weiblichen Organismus in der Schwangerschaft, dem damit verbundenen funktionellen Umbau des Uterus (Goerttler) und so fort. Der Abschnitt schließt mit einer ausführlichen funktionellen Geburtsbetrachtung, zu der auch Goerttler wieder aus eigenen Untersuchungen viel wertvolles beizutragen hat.



So hat uns Goerttler ein kluges und schönes Buch beschert, das nicht nur den Medizinstudenten und den Arzt, sondern den Biologen überhaupt angeht. In glücklicher Weise sind am Ende jeden Abschnittes knappe, sehr gut ausgewählte Literaturverzeichnisse, besonders auch von den zusammenfassenden Referaten, über die betreffenden Gegenstände, beigegeben. Die Bebilderung beruht zu beträchtlichen Teilen auf (öfter auch farbigen) Abbildungen, die Goerttler selbst entworfen hat.

H. Bautzmann, Hamburg

### **Zusammenfassung**

In dieser auf vergleichender Basis begründeten Darstellung der allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Menschen legt Goerttler ein lebendig geschriebenes tiefgründiges Werk vor, das nicht nur den Medizinstudenten und den Arzt, sondern auch den Biologen angeht. Goerttler versucht die Planmäßigkeit der Grundvorgänge der Entwicklung in ihrer dynamischen Gesetzlichkeit synthetisch zu begreifen; beginnend mit Erwägungen über den Entwicklungsbegriff an sich, schließen sich die deszendenztheoretischen Darstellungen an. Es folgt die Schilderung der Ontogenese vom Ei bis zur Geburt, in die auch die Forschungen Vogts, Goerttlers u. a. eingebaut sind.

### **Краткое содержание**

В этом изложении общей эволюции человека, составленного на основании сравнительных исследований, Герттлер предлагает наглядно написанный глубокомысленный труд, в котором он обращается не только к студенту медицины и врачу, но также и к биологу. Автор пытается синтетически охватить планомерность основных эволюционных процессов в их динамической закономерности; за размышлениями о сущности понятия эволюции следует изложение теорий о происхождении видов. Затем описывается онтогенез, начиная с яйца до рождения, причем принимаются во внимание и исследования Форга, самого автора и др.

### **Summary**

In this presentation of the history of the general evolution of man on a comparative basis Goerttler submits a lively written and profound book, in which he addresses not only the student of medicine and the physician, but also the biologist. The author tries to comprehend the basic processes of evolution in a synthesis of dynamical lawfulness. Considerations on the proper notion of evolution are followed by the presentation of the theories of descendance. After this the author gives a description of prenatal ontogenesis including the investigations of Vogt, of his own and others.

## Résumé

Avec la présente description de l'anthropogénèse universelle, fondée sur une base comparée, Goerttler présente une œuvre profonde et d'un style chaud, qui regarde non seulement l'étudiant en médecine et le médecin, mais encore le biologiste. Goerttler cherche à comprendre l'ordre des événements fondamentaux de l'évolution et leur légalité dynamique par voie synthétique. Il commence par des réflexions sur l'idée de l'évolution par elle-même. Celles-ci sont suivies d'exposés se rapportant à la théorie de la descendance et d'une description de l'ontogénèse allant de l'œuf à la naissance, renfermant aussi les investigations de Vogt, de Goerttler et d'autres.

Aus dem Anatomischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz  
Direktor: Prof. Dr. med. Dr. phil. nat. A. Dabelow

## Die markhaltigen Ganglienzellen und ihre Beziehungen zu den myelogenetischen Theorien

Herrn Prof. Dr. med. A. Benninghoff zum 60. Geburtstage gewidmet

Zugleich ein Beitrag zur Morphologie der opposito-bipolar-dineuritischen  
Ganglienzelle

Von

Joachim-Hermann Scharf<sup>1</sup>

Mit 18 Abbildungen im Text

### Inhalt

	Seite
A. Einleitung . . . . .	188
B. Bisherige Literatur . . . . .	188
C. Aufgabenstellung, Material und Methodik . . . . .	192
D. Eigene Befunde: . . . . .	195
I. Fische: Cyprinus carpio . . . . .	195
II. Amphibien: Salamandra maculosa . . . . .	198
III. Reptilien: Lacerta agilis . . . . .	203
IV. Vögel: Passer domesticus . . . . .	208
V. Säuger: Cavia cobaya . . . . .	214
Felis domestica . . . . .	217
Bos taurus . . . . .	222
Homo sapiens . . . . .	226
E. Auswertung: . . . . .	235
I. Zur Lage der Markscheide . . . . .	235
Die Meinung der älteren Autoren:	
1. Die markhaltige Zelle ist ein Schwannsches Segment	235
2. „Kapselendothelien“ und Nervenzelle . . . . .	236
3. Nemiloffs „Markscheidenzellen“ . . . . .	237
4. Stellungnahme:	
a) Die markhaltige Zelle kein Schwannsches Segment	238
b) Die topographischen Beziehungen des Myelins zu	
Hüllplasmodium, Ekto- und Endoplasma . . . . .	238

<sup>1</sup> Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. med. M. Watzka, erlaube ich mir, ergebensten Dank zu sagen für Anregung des Themas und wissenschaftlichen Rat.

II. Zur Funktion der Ranvierschen Einschnürungen und der Schmidt-Lantermannschen Einkerbungen . . . . .	242
III. Die myelogenetischen Theorien in Beziehung zu den markhaltigen Nervenzellen . . . . .	243
F. Ergebnisse der Untersuchungen . . . . .	245
Zusammenfassung. . . . .	247
Schrifttum . . . . .	249

### A. Einleitung

Das Problem der markhaltigen Ganglienzellen ist fast hundert Jahre alt. Münzer wies im Jahre 1931 darauf hin, daß die Ehre der Entdeckung Leydig (1851) gebührt, entgegen früheren Meinungen — besonders der Wittmaacks (1904) — die sie Max Schultze (1871) zusprechen wollten. Dieser hat sie aber eigentlich auch schon 1859 beschrieben.

Die Entdeckung Leydigs wurde für 80 Jahre vergessen, die 20 Jahre später erfolgte Wiederentdeckung durch Max Schultze beim Hecht wurde als Kuriosität betrachtet. Ein Markstein in der Geschichte der Kenntnis dieser Zellen ist die Veröffentlichung der Befunde Wittmaacks (1904) vom Meerschweinchen, damit wurden zum ersten Male die Säuger in den Kreis der Betrachtung einbezogen. Nach kleineren Studien verschiedener Autoren hat sich in einer breitangelegten Arbeit erst wieder Münzer (1931) mit den markhaltigen Ganglienzellen befaßt und systematische Untersuchungen angestellt. Danach fand ich in der mir zugänglichen Literatur nur in verschiedenen Lehr- und Handbüchern kurze Hinweise auf das Vorkommen solcher Zellen in den Stato-Acusticus-Ganglien, in vielen Werken nicht einmal das.

### B. Bisherige Literatur

Bei der Betrachtung der älteren Literatur kann ich mich kurz fassen, da die leicht zugängliche Arbeit von Münzer (1931) fast alle Literatur bis 1931 einer eingehenden kritischen Durchsicht gewürdigt hat.

Der Leydigschen Arbeit (1851) gingen Betrachtungen von Rudolph Wagner und Bidder voraus. Wagner (1846) fand bei den peripheren Ganglien von *Torpedo marmorata*, daß man „das Mark mit der doppelten Kontur zuweilen bis in die Zelle hinein verfolgen“ könne, an anderer Stelle (1846) sagt er, dies sei nur in seltenen Fällen so. Später (c) ist er noch kritischer: „Beim Eintritt in die Ganglienzelle hört das öl-



artige Mark der Fibrille auf, es erscheint eine Füllung mit feinkörniger Masse, welche das Mark beider Fibrillen trennt; die Scheiden gehen aber ineinander über.“ Er hat seine Entdeckung sozusagen widerrufen. Bidder (1847) beschreibt und bildet sogar markhaltige Ganglienzellen aus dem Ganglion trigemini vom Hecht ab, ohne die Markscheide als solche zu erkennen, er hielt die Schichten der Nervenfasern wohl für das optische Substrat verschieden hochgradiger postmortalen Zersetzung.

Leydig (1851) beschreibt erstmalig klar und eindeutig markhaltige Ganglienzellen aus dem Ganglion trigemini von *Chimaera monstrosa*, später aus dem gleichen Ganglion von *Scymnus lichia* (1852), sowie im Ganglion acusticum von *Acerina cernua* und *Lacerta agilis* (1857). Damit rückt erstmalig ein Reptil in die Reihe der untersuchten Tiere.

Max Schultze (1871) betrachtet die Ganglienzellen mit Markscheide als kernhaltige Stellen im Achsenzylinder, wobei er allerdings, wie nach seinen Abbildungen zu schließen ist, nur einen (und zwar den kleinsten) Zelltyp kannte.

Koelliker (1867) zitiert Leydig und Schultze in seinem Handbuch, Key und Retzius (1876) beschreiben im Ganglion trigemini und Ganglion vagi des Hechtes markhaltige Zellen und betonen, daß Schultze (1871) sich irre, wenn er meine, die Zellen des Acusticus hätten keine Kapseln (= Hüllzellen).

Die Angaben bei Frey (1876), W. Krause (1876), G. Schwalbe (1881) enthalten nichts Neues, sie begnügen sich mit Zitaten M. Schultzes, Leydigs und Bidders.

Ranvier (1880) und nach ihm Holmgren (1899) veröffentlichen Bilder osmierter Octavus-Ganglien vom Hecht, sowie Spinalganglien von verschiedenen Selachiern und Teleostiern. Da beide oft Bilder sahen, bei denen die Markscheide der Neuriten an den Polstellen von der Markhülle der Zelle deutlich abgeschnürt ist, hielten sie dieses Phänomen für einen Ranvierschen Schnürring und meinten, die bipolare Zelle sei ein Schwannsches Segment.

Wittmaacks (1904) Verdienst ist es, als erster beim Meerschweinchen markhaltige Ganglienzellen im N. acusticus nachgewiesen zu haben, er stellte auch als erster das Neurokeratingerüst dar und benützte für die Darstellung ein von ihm entwickeltes Verfahren der sekundären Osmierung. In einer späteren Veröffentlichung (1906) beschreibt er die Markhülle auch an den Zellen des Ggl. spirale bei Ratte, Hund und Kaninchen, dabei äußerte er die Ansicht, daß die Verhältnisse wohl bei allen Säugern gleich seien.

Kolmer (1907) bestätigt im wesentlichen Wittmaacks Befunde, er beschreibt auch wie Ranvier und Holmgren den „Ranvierschen Schnürring“ an den Polstellen, stellt aber das Vorhandensein eines Neurokeratingerüstes in Frage:

„Es ist mir aber nicht gelungen, an dieser Stelle auch das Neurokeratinnetzwerk nachzuweisen.“ (1926)

Alagna (1909) wies bei einer erwachsenen Katze einen zarten „Saum“ nach, den er histochemisch als „lecithinisch“ analysierte. Er betonte

als erster, daß die Markhülle nicht der Kapselmembran, sondern dem „äußersten Teil des ganglionären Protoplasmas“ angehöre.

Die Arbeiten von Nemiloff (1908) sind mir bis zur Niederschrift leider nicht im Original zugänglich gewesen, ich muß daher auf die Zitate bei Münzer (1931) und Stöhr jr. (1928) verweisen. Die einzige mir bekannte Veröffentlichung über das zentrale Vorkommen von Myelinscheiden in Ganglienzellen stammt von Veratti (1900); die stark umstrittene Arbeit enthält die Angabe des Vorkommens im Ncl. trapezius der Katze.

Obgleich die ältere Literatur reich an Beobachtungen über markhaltige Ganglienzellen ist, findet sich in der neueren Zeit kaum ein Hinweis in den Lehr- und Handbüchern.

Außer dem schon zitierten Handbuchabschnitt Kolmers (1926) mit leider sehr dürftigen Literaturangaben — Lauber kritisiert sie im Vorwort zum Augenband des Moellendorffschen Handbuchs — und dem kurzen Hinweis auf Münzer im Lehrbuch von Schaffer (1933) findet sich nur im Handbuch von Henke-Lubarsch eine kurze Würdigung durch Eckert-Moebius (1926).

Bielschowsky (1928) führt in seinem Handbuchkapitel über die „Morphologie der Ganglienzelle“ die Wittmaacksche Arbeit (1904) an. Er erwähnt, daß Wittmaack eine ältere Schultzesche Arbeit zitiere. Daß aber auch neuere Arbeiten existieren und das Problem für die Myelogenesefrage außerordentlich interessant ist, daß dadurch unsere Kenntnis über die Lokalisation der Markscheide wesentlich weitergetrieben werden kann, übergeht er mit den Worten:

„In anderen Kopfganglien sind ähnliche Hüllstrukturen mit den morphologischen und färberischen Eigenschaften des Myelins bisher ebensowenig nachgewiesen worden wie in den Spinalganglien. Es handelt sich hier also um einen lokalen Befund von untergeordneter Bedeutung.“

Münzer (1931) beschreibt in seiner Arbeit eingehend die Verhältnisse beim Hecht. Er teilt dabei die Zellen der Acusticusganglien in markhaltig-rund, markhaltig-spindelförmig und marklos ein, im Trigemini-Ganglion kennt er markhaltige und marklose, beim Vagus und in den Spinalganglien nur marklose. Sehr gründlich sind auch seine Untersuchungen bei *Rana esculenta*, dagegen behandelt er die Reptilien (*Lacerta agilis*) recht stiefmütterlich. Nach seiner Tabelle enthält das Ggl. acusticum beim Frosch markhaltige und marklose Zellen, die anderen untersuchten Ganglien (prooticum, jugulare, spinale) nur marklose. Für die Vögel wählte Münzer als Objekt *Gallus domesticus*, er fand im Acusticusganglion beide Typen, im Vagus- und Spinalganglion nur marklose Zellen. Seine Befunde bei *Cavia cobaya* stimmen im wesentlichen mit denen Wittmaacks überein, bei *Felis domestica* beschreibt er nur Befunde vom Ggl. vestibulare. Die Ergebnisse über die Ganglienzellen des Menschen faßt Münzer sehr kurz und betont, daß „im übrigen gerade die Acusticusganglien des Menschen noch weiteren Studiums bedürfen“. Er beschreibt noch die Hüllzellenverhältnisse, die „osmierbaren Körperchen“ und geht auf die „Herkunft der Markscheide

und des Nervenmarks“ ein. Bei seinen myelogenetischen Untersuchungen über die Hirnnerven bei *Salmo trutta* zitiert Rogalski (1933) Münzers Arbeit, ohne die markhaltigen Ganglienzellen auch nur mit einem Wort zu erwähnen, und bei der Beschreibung der Myelinisierung, selbst der des Acustico-Lateralis-Systems, geht er nicht auf die Markbildung in der Zelle ein.

Petersen (1935) erwähnt die markhaltigen Ganglienzellen nicht, auch bei Clara (1942), Moellendorff (1943), Niessing (1944), Patzelt (1946) und Bucher (1948) findet sich kein Hinweis auf dieselben.

Bei Moellendorff (1943) ist zu lesen: „Das Cortische Organ ist mit dem Gehirn durch den N. cochleae verbunden; dieser dringt in die Achse der Schnecke ein und gibt in spiralig fortlaufender Linie Äste ab, welche gegen die Wurzel der Lamina spiralis ossea ziehen. Hier geht jede markhaltige Nervenfasern unter Verlust ihres Markes in eine Nervenzelle über . . . Vom entgegengesetzten Pole jeder Zelle entspringt eine zweite Nervenfasern; sie wird bald markhaltig und . . .“ Soweit auf Seite 472, ferner Seite 473: „Das Ggl. spirale entspricht im Bau einem Spinalganglion; nur sind die Ganglienzellen hier nicht unipolar, sondern bipolar, wie in den embryonalen Ganglien. Auch das im inneren Gehörgang liegende Ganglion vestibuli besitzt bipolare Ganglienzellen.“ Ähnlich schildert Patzelt die Verhältnisse.

Im ersten Band von Rauber-Kopsch (XVII. Aufl., 1947) unter „Allgemeine Anatomie“, Seite 89, ist als Beispiel einer bipolaren Ganglienzelle eine solche aus dem Trigeminus des Hechtes abgebildet; die Primitivität der Wiedergabe darf den Beschauer nicht verwundern, wenn er im Untertitel liest „nach Bidder“. Also, eine nunmehr 102 Jahre alte Zeichnung wird mitgeschleppt, obgleich über den abgebildeten Gegenstand richtigere und technisch bessere Abbildungen (z. B. die von Münzer) vorliegen. Im Text findet sich kein Wort von der Markscheide, obwohl sie, wenn auch schlecht, abgebildet ist. Nun, Bidder beschrieb 1847 die „Kontur“, ohne sie beim Namen zu nennen.

Sobotta erwähnt das Vorkommen von markhaltigen Ganglienzellen nur für den N. acusticus in seinem Atlas 1938 auf Seite 128: „ . . die bipolaren Zellen der Ganglien des Nervus acusticus . . die Hüllen dieser Zellen sind die gleichen wie die der Spinalganglienzellen; mitunter besitzen auch die Zellen selbst (!) eine feine Markscheide“.

Elze (1940) beschreibt die Nervenzellen im IV. Band des Brauschen Lehrbuchs folgendermaßen: „ . . Ganglion spirale. Es sind durchweg bipolare Ganglienzellen, etwas kleiner als die des Ggl. vestibulare. Außer von Mantelzellen sind sie von einer ganz zarten Markscheide umhüllt, die dem Zellkörper unmittelbar aufliegt. Es ist dies der einzige Fall, daß Nervenzellen wie die markhaltigen Nervenfasern von einer Markscheide und Neurilemm (Mantelzellen) umgeben sind.“ Für das Ggl. vestibulare läßt er sie unbeachtet.

Kornmüller (1947) befaßt sich sehr intensiv mit dem Problem der Markscheide und der Myelogenese, ohne jedoch die markhaltigen Ganglienzellen zu erwähnen. Seine Arbeit ist aber für die Untersuchungen

an den bipolaren Ganglienzellen von großer Bedeutung, so daß ich in anderem Zusammenhang im Verlauf dieser Arbeit wiederholt auf sie zurückkommen muß.

### C. Aufgabenstellung, Material und Methodik

Nach eingehendem Studium der Literatur ergab sich für mich die Aufgabe, die noch bestehenden Lücken so weit als möglich zu schließen. Um mir ein abgerundetes Bild über die Verhältnisse machen zu können, hielt ich es für unerlässlich, vorher das Vorkommen der markhaltigen Ganglienzellen in der Wirbeltierreihe zu verfolgen, wählte aber dazu nach Möglichkeit Vertreter der einzelnen Klassen, die im bisherigen Schrifttum nicht auftauchen bzw. ungenügend beschrieben wurden.

Nach Aufnahme der Befunde schien mir eine kritische Würdigung der bisherigen Vorstellung von Neurilemm und Markscheide, sowie der Funktion der Ranvierschen Schnürringe und Schmidt-Lantermannschen Einkerbungen notwendig.

Zur Methode wäre zu bemerken, daß die Versuche mit Streeters<sup>1</sup> und Weigerts Markscheidenfärbung derartig unbefriedigend und überdies bei der Fülle der Serienschritte umständlich verliefen, daß ich sie aufließ und zum kostspieligen Osmiumtetroxyd griff. Da als empfindlichste aller Markscheidenmethoden die von O. Schultze mit Osmium-Hämatoxylin gilt, habe ich zuerst mit ihr gearbeitet. Über meine Erfahrungen mit dieser Methode werde ich bei der Beschreibung meiner Befunde vom Kätzchen berichten. Da die Deutung der Präparate infolge Mitfärbung anderer Gewebe nicht immer leicht ist, ging ich zu anderen Osmiummethoden über.

Gute Resultate ergab das von O. Schultze angegebene Osmium-Kaliumbichromat-Alauncochenille. Dabei zeigte sich, daß die Schwärzung beim Eindecken der Schnitte in Caedax infolge des als Lösungsmittel verwandten Xylols erheblich und schnell auszieht, nach Zugabe eines „kleinen Kristalls von Natriumsulfid in dem zum Entwässern benützten 70%igen Alkohol“ nach dem Vorschlag Heidenhains aber stabiler wurde. Am besten blieb die Schwärzung erhalten, als ich den 70%igen Alkohol mit Natriumsulfid sättigte.

Zur Konzentration der  $\text{OsO}_4$ -Lösung ist folgendes zu sagen: Brauchbare Schwärzungen ergibt eigentlich jede Konzentration von 0,5 bis 2,0%, nach Tellyesniczky ist aber die Eindringungszeit sehr verschieden. Da sich zur direkten Osmierung nur sehr kleine Stücke eignen, ich aber ganze Ganglien schwärzen mußte, osmierte ich nach gründlicher Formolfixierung (1 : 4 oder 1 : 2, da so das Myelin am wenigstens quillt) sekundär. Da Formol stark reduzierend wirkt, fällt das Tetroxyd aus, bevor Durchdringung eintritt. Die Randgebiete sind überosmiert, nur eine Zwischenzone ist brauchbar, das Zentrum des Blockes ist nicht geschwärzt. Auch bei Verwendung von 0,1%iger Chromsäurelösung als Lösungsmittel ist dies bei großen Ganglien (z. B. Ggl. semilunare)

<sup>1</sup> Eigennamen ohne Jahreszahl im technischen Teil siehe Romeis, Taschenbuch der mikroskopischen Technik.



der Fall. Ich probierte daher andere Chromsäure-Konzentrationen aus, schließlich kam ich zu dem Ergebnis, daß die durchgreifendste Schwärzung ohne Überosmierung der Randgebiete und zugleich die Wiedergabe auch der feinsten Myelinscheiden durch eine Mischung von 2% iger wäßriger Osmiumtetroxyd- und 2% iger wäßriger Chromsäurelösung zu gleichen Teilen zu erzielen ist. Allerdings muß man die Schwärzung in gesättigter Lösung von Natriumsulfid in 70% igem Alkohol stabilisieren. Dieses Gemisch ist zugleich das sparsamste und billigste, man kann in ihm bis zur völligen Erschöpfung des Osmiumgehalts osmieren, ohne daß flockige Ausfällung des reduzierten Metalls erfolgt.

Jede Entkalkung schädigt die Darstellbarkeit der feinsten Markscheiden, weshalb auch die Ergebnisse an entkalktem Material wesentlich schlechter ausfallen, als an auspräpariertem. Bei kleinen Stücken (Kopf niederer Wirbeltiere) ist Entkalkung in Trichloressigsäure möglich, die nicht so schädlich ist, wie die z. B. bei der menschlichen Cochlea erforderliche in Salpetersäure. Gerade beim menschlichen Ggl. spirale sind die Ergebnisse schlecht, etwas bessere erhält man, wenn man in Chrom-Salpetersäure nach Katz entkalkt, besonders dann, wenn man nach Schaffers Vorschlag im Celloidinblock entkalkt.

Überhaupt gibt das Katzsche Gemisch gute Resultate, bessere als das Flemmingsche, da letzteres, auch bei vorheriger Formolfixierung, weniger gut durchdringt. Über Herrmanns Gemische kann ich nicht aus eigener Erfahrung sprechen, da ich nur fremde Präparate dieser Methode untersuchte. Ein schwieriges Problem ist die Nachfärbung osmierter Präparate. Vor Paraffineinbettung bewährte sich die Cochenillefärbung, wie schon erwähnt wurde, jedoch eignet sie sich nicht für Glycerin-Celloidinblöcke (s. u.). Hier ist die Beizung mit Acid. pyrolignosum 1:1 in wäßriger Lösung zu empfehlen, ich verwandte sie nach Osmierung in Katz' und Flemmings Gemisch mit Erfolg.

Die beste Plasmanachfärbung von Celloidinschnitten gelingt nach meiner Erfahrung mit Azophloxin.

Für die Einbettung ist bei den Ganglien, die mit dem Messer oder Knochenbesteck herauspräpariert werden können, die Methylbenzoat-Celloidin-Paraffin-Methode die beste. Die marklosen Ganglienzellen werden fast nicht verändert, wohl aber schrumpfen die markhaltigen. Leider hat die Paraffinmethode den großen Nachteil, daß ganze Labyrinth zu hart werden. Deshalb mußte ich bei kleinen Tieren, bei denen die Ganglien nicht gut präpariert werden konnten, die Einbettung des ganzen oder halben Kopfes oder auch nur des Labyrinthes in Celloidin vornehmen. Die Alkohol-Celloidin-Methode schädigt die osmierte Substanz, feinste Schwärzungen werden (wohl vor allem durch den Äther) aufgelöst, gröbere aufgeheilt oder verfärben sich braun, freilich bleiben die dicken Markscheiden der Fasern schwarz. Da nun Glycerin die Osmierung ausgezeichnet erhält, versuchte ich die Glycerin-Celloidin-Methode nach Wolff. Die Ergebnisse waren ausgezeichnet.

Für die Anfertigung von Schnittserien gewann ich folgende Erfahrungen: Das leidige Abschwimmen, das den osmierten Schnitten anhaftet, kann man vermeiden, wenn man das „Abflammen“ tunlichst

unterläßt. - Celloidinserien lassen sich bequem mit einer Modifikation der Levyschen Methode aufkleben: Auffangen und Ordnen der Schnitte auf dem mit 96%igem Alkohol gut benetzten Objektträger, Abtrocknen mit mehrfach gefaltetem Filterpapier, Auftropfen von Methanol (wasserfrei) oder Äther-Alkohol 1:3 und anschließend Härten in 70%igem Alkohol.

Als Methode der Wahl kann ich empfehlen:

1. Präparation der Ganglien mit dem Messer.
2. Fixieren in Formol 1:4 oder 1:2.
3. Osmieren in ca. fünffacher Menge eines Gemisches aus 2%iger wäßriger Lösung von Osmiumtetroxyd und 2%iger wäßriger Lösung von Chromsäure zu gleichen Teilen, 24—48 Stunden.
4. Ohne Wässerung übertragen in 2%ige Kaliumbichromatlösung mehrmals wechseln, mindestens 48 Stunden, ohne Wässern.
5. Stückfärbung in frisch bereitetem Alaun-Cochenille, 3 Tage.
6. Differenzieren in Drittelalkohol bis keine Wolken mehr abgehen, im allgemeinen 2—4 Stunden. Alkohol 50%, 60%.
7. 8—10 Stunden in gesättigte Lösung von Natriumsulfid in 70%igem Alkohol. Anschließend Entwässern in aufsteigender Alkoholreihe, Methylbenzoat-Celloidin, möglichst kurz in Benzol, Benzol-Paraffin, Paraffineinbettung.
8. Serienschnitte, beim menschlichen Material 15—20  $\mu$ .

Für die Darstellung des Myeloaxostroma hielt ich mich eng an die Originalvorschrift K a p l a n s (1902), die ich nachstehend kurz auf-führen möchte, da sie in den üblichen Taschenbüchern der histo-logischen Technik nicht enthalten ist:

1. Beizung in Chromsalzlösungen, bei Verwendung Müllerscher Flüssigkeit ca. 3 Monate, auch Müller-Formol (jedoch unsicher), sehr gut geeignet ist Weigerts Markscheidenbeize.
2. Alkohol je 1 Tag 80%, 96%, abs.
3. Einbetten in Paraffin oder Celloidin (bei Celloidineinbettung muß sofort nach der Härtung geschnitten und gefärbt werden, da mehrtägiger Aufenthalt in 80%igem Alkohol die darzustellende Substanz auslaugt).
4. Entparaffinieren, absteigender Alkohol, destilliertes Wasser.
5. Färbung in frisch mit destilliertem Wasser 1:10 verdünnter Anthracenblau-Eisengallustinte (von Paul Strebel, Gera) 3 Tage bei 35°.
6. Kurz Abspülen in Wasser, Differenzieren nach Pal.
7. Abspülen in Wasser, evtl. Kontrastfärbung mit Säure-Fuchsin zur Darstellung des Neurokeratingerüsts.
8. Entwässern in Alkohol, Karbol-Xylol, Balsam.

Erfolg: Achsenzylinder der markhaltigen Nervenfasern, Markscheiden-Kittsubstanz und Kerne tief stahlblau. Ganglienzellen, Ursprungskegel, Fasern der grauen Substanz, marklose Endausbreitungen und marklose Nervenfasern sind ungefärbt.

## D. Eigene Befunde

### I. Fische: *Cyprinus carpio*

Um mir vom Vorkommen der markhaltigen Ganglienzellen bei den Fischen ein Bild machen zu können, untersuchte ich die Acusticus- und Vagus-Ganglien des Karpfens. Ich gebrauchte dazu Material, das nach gründlicher Formolfixierung mit 2,0%iger  $\text{OsO}_4$ - und 2,0%iger Chromsäurelösung geschwärzt und mit Kaliumbichromat-Alaun-Cochenille im Stück gefärbt wurde.

Da die meisten älteren Beschreibungen von markhaltigen Ganglienzellen sich auf Befunde am Trigeminus- und Acusticus-Ganglion verschiedenster Fische beziehen, bei denen sie ja zuerst entdeckt wurden, wäre es wohl eine unnötige Vergrößerung der Literatur, wenn ich das Octavus-Ganglion eines weiteren Teleostiers beschreiben würde. Da ich aber nach Erhaltung feiner Schwärzungen im konzentrierten Natriumsulfid-Alkohol von den Befunden Münzers am Ganglion n. vagi des Hechtes abweichende Resultate beim Karpfen erhielt, möchte ich die Zellverhältnisse dieses Ganglions schildern.

Zunächst fiel mir einmal der in den Vagi aller Wirbeltiere bekannte gewaltige Unterschied der Nervenfasern auf: Die dicksten markhaltigen Fasern von mindestens  $18\mu$  Kaliber und  $3\mu$  Markdicke stehen feinsten amyelinen Fäserchen gegenüber, dazwischen finden sich alle Übergänge. Genau so vielfältig sind die Zellen, spindelförmige, ovoide, runde und unregelmäßig geformte aller Größen von  $9\mu$  bis  $48\mu$  Durchmesser kommen vor.

Durch Zählung und Messung war nun herauszufinden, daß sich die Zellen in fünf Kategorien einteilen lassen:

1. Große, ovoide oder sphäroide Zellen mit Mark, durchschnittlich  $43,5 : 36,5\mu$  groß.
2. Mitttelgroße, sphäroide, manchmal ovoide markhaltige Zellen, die Durchschnittsgröße beträgt  $31 : 27\mu$ .
3. Kleine, runde markhaltige Zellen von einer Durchschnittsgröße von etwa  $15,5\mu$  Durchmesser.
4. Große marklose Zellen, Durchschnittsgröße  $37\mu$  Durchmesser.
5. Kleine runde oder spindelförmige marklose Zellen, die Durchschnittsgröße liegt bei  $20\mu$  Durchmesser.

Die prozentuelle Häufigkeit dieser Typen unter 932 gezählten Zellen gibt die nachfolgende Aufstellung:

Gruppe 1 und 2	134 = 14,4 %	} zusammen 63,3%
Gruppe 3	456 = 48,9 %	
Gruppe 4	171 = 18,35 %	} zusammen 36,7%
Gruppe 5	171 = 18,35 %	
	932 = 100,0 %	100,0%

Mithin überwiegen also auch in diesem Ganglion die markhaltigen Zellen mit 63,3 % über 37,7 % marklose.

Die großen markhaltigen und marklosen Zellen haben in Form, Größe, Kerngestaltung und Hüllzellenverhältnissen durchaus große Ähnlichkeit mit den Ganglienzellen der höchsten Vertebraten (Abb. 1), dagegen machen die kleineren einen phylogenetisch älteren Eindruck, sie sind großkernig und plasmaarm, die markhaltigen unter ihnen besitzen eine dicke Lipoidhülle.

Pigment konnte ich in den Zellen nicht finden, wohl hin und wieder osmierbare Körperchen. Das Plasma ist deutlich gekörnt, bei den Markhaltigen, wahrscheinlich infolge größeren Lipoidreichtums, wesentlich dunkler als bei den Marklosen.

Die Kerne sind meistens rund, jedoch fand ich auch viele ovale bis zur Größe von  $21:15\ \mu$  bei den größten Zellen, die kleinsten Kerne scheinen  $4,5\ \mu$  Durchmesser zu haben und kommen bei den kleinsten markhaltigen und marklosen Zellen vor. Mehr als einen Nucleolus fand ich selten und dann nur bei sehr großen, vor allem marklosen Zellen.

Bei den großen Zellen ist es leicht, das Hüllplasmodium der einzelnen Nachbarn gegeneinander abzugrenzen (Abb. 1), die kleinen Elemente stehen aber oft so dicht, daß ich nicht immer entscheiden konnte, zu welcher Zelle dieser oder jener Hüllkern eigentlich gehört. Die Zahl der Hüllzellen scheint der Ganglienzellgröße proportional zu sein.

Die Markscheide der Zellen ist maximal  $2,5\ \mu$  dick, am besten ausgeprägt findet man sie bei der Gruppe 2. Unter einem Mikron scheint sie kaum zu messen.

Was die Lokalisation anbelangt, so ist bei allen Zellen einwandfrei ersichtlich, daß die Markscheide außen vom Hüllplasmodium umgeben wird. Ist die Lipoidhülle dick, so liegt sie den Hüllzellen meist eng an, während das Plasma der Zelle geschrumpft ist und so ein Spalt zwischen ihm und dem Mark besteht. Zellen mit dünner Markscheide schrumpfen in der Weise, daß das Mark dem Plasma anliegt und ein Spalt zwischen Mark und Hüllgewebe entsteht (Abb. 1). Dieses Verhalten läßt darauf schließen, daß die Myelinscheide dem Ektoplasma der Nervenzellen angehört.

Auffallend ist, daß die marklosen Zellen bei Anwendung des geschilderten Verfahrens nicht schrumpfen; im ganzen erscheinen sie heller als die plasmatisch dichteren markhaltigen Zellen.

Meinen Erörterungen lasse ich nachstehend eine Aufstellung





Abb. 1. *Cyprinus carpio*, helle (marklose) und dunkle (markhaltige) Zellen aus dem Ggl. jugulare n. vagi. M — Markscheide, MS — Mauthnersche Scheide, kSp — künstlicher Spalt zwischen Hüllplasmodium und Markscheide, HP — Hüllplasmodium, mF — markhaltige Fasern. Formol, Chromosmiumsäure 2% aa, Kaliumbichromat-Alaun-Cochennille, gesätt. Lsg. von Natriumsulfid in 70% Alk., Methylbenzoat-Celloidin-Paraffin 10  $\mu$ . Leitz „Panphot“ 1/12  $\text{\AA}$ , Okular 6 $\times$ , Auszug 32 cm (935 fach)

folgen, in der die Größenverhältnisse tabellarisch zusammengefaßt sind.

Tabelle 1

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. X von *Cyprinus carpio* (errechnete Durchschnittswerte).

Zelltyp	Größe		$\emptyset$ Kern	$\emptyset$ Ncl.	Mark- dicke	Zahl der Hüll- zellen	Kleinste Zelle	Größte Zelle
	Länge	Breite						
Große markh. Zellen	43,5	36,5	15,5	3,6	1,5	6	37,5 : 30	48 : 48
Mittelgroße markh. Zellen	31	28	13	3,0	2,5	5	27 $\emptyset$	33 : 27
Kleine markh. Zellen	15,5	15,5	6,7	1,6	1,0	?	9 $\emptyset$	22,5 $\emptyset$
Große markl. Zellen	37	37	16,5	4,3	—	7	36 $\emptyset$	42 $\emptyset$
Kleine markl. Zellen	20	20	9,3	2,5	—	4	15 $\emptyset$	25,5 : 22,5

13a\*

## II. Amphibien: Salamandra maculosa

Untersucht wurden Paraffin-Serienschnitte durch den Hirnschädel samt Inhalt mit intakten Labyrinth-Kapseln. Das Material war nach vorsichtiger Entkalkung in Salpetersäure im Block osmiert und mit Cochenille nachgefärbt worden.

Einer gründlichen Untersuchung wurde besonders das Ggl. acusticum unterzogen, ferner das Ggl. jugulare und prooticum sowie die Endkerne des Octavus in der Eminentia acustica der Rautengrube.

An der Vereinigungsstelle von R. anterior et posterior nervi acustici liegt das Ganglion als ein konischer, mit dem spitzen Ende zur Labyrinth-Kapsel zeigender etwa  $500\ \mu$  langer Knoten. Jeder der beiden Rami enthält in seinem innerhalb des Knochens liegenden Teil noch einmal kugelförmig abgeschnürt ein kleines Ganglion, beide hängen aber direkt mit dem in der Schädelhöhle liegenden Hauptganglion zusammen. Auch der Stamm des Acusticus enthält auf seinem Wege bis zum Eintritt in das Rhombencephalon noch vereinzelte Zellen, auf einem Schnitt von  $10\ \mu$  Dicke im allgemeinen 10—12.

Über die Hälfte aller Zellen im Ggl. acusticum besitzen eine Markscheide; wenn man diejenigen Ganglienzellen mitzählt, die eine unvollständige Markscheide enthalten, sind es sogar 60%. Diese Zahl ist wesentlich höher als die von Münzer bei *Rana esculenta* gefundene von 22%.

Durch Messen einer größeren Anzahl konnte herausgefunden werden, daß sich die markhaltigen Zellen in drei Gruppen gliedern lassen:

1. Große ovale Zellen von durchschnittlich  $28,5:23\ \mu$ .
2. Mitttelgroße, gedrunen spindelige von  $22:18,5\ \mu$ .
3. Kleine runde, durchschnittlich  $14,5:16,5\ \mu$ .

Die Masse der marklosen Zellen kann ich auf Grund meiner Beobachtungen in mindestens zwei Typen gliedern:

1. Große Zellen, die oft wesentlich größer sind als die markhaltigen der Gruppe 1. (Durchschnittsgröße  $30:24\ \mu$ ).
2. Kleine Ganglienzellen, oft wesentlich kleiner als die markhaltigen der Gruppe 3, im Durchschnitt  $15\ \mu$  ø.

So ungleich wie die Zellgröße, sind auch die Kaliber der quergetroffenen markhaltigen Fasern, die dünnsten hatten einen Querschnitt von  $2\ \mu$ , die dicksten bis zu  $11\ \mu$ . Dabei fiel mir auf, daß die ganz dicken Fasern meist keinen ideal runden Querschnitt haben.

sondern etwas plattgedrückt erscheinen. Es kommen auch in geringer Anzahl Fasern vor, die sich mit Osmium nicht schwärzen, also wohl als marklos anzusprechen wären. Der ungleiche Faserquerschnitt tritt auch an dünnen Längsschnitten hervor.

Die markhaltigen Ganglienzellen der Gruppe 1 und 2 haben ovale bis gedrunken spindelige Formen, die der Gruppe 3 sind mehr rundlich, alle drei Typen sind aber deutlich oppositopolare Elemente. Der Kern ist auffällig groß (siehe Tabelle), hat eine deutliche Kernmembran, die sich mit Osmium schwärzt und einen, in seltensten Fällen zwei, gut geschwärzte Nucleolen und spärlich Chromatin (Abb 3). Das Plasma ist bei den meisten Zellen mengenmäßig gering, durch Schrumpfung deutlich retrahiert; es handelt sich also durchweg um großkernige, plasmaarme Zellen. Das Plasma ist meistens beiderseits von der Markscheide gelöst, liegt aber, den Kern allseitig umhüllend, exzentrisch. Es ist deutlich granuliert und schließt regelmäßig osmierbare Körperchen ein, die meistens in ein oder zwei Gruppen am zentralen Pol der Zelle liegen (Abb. 2—4). Die Größe dieser Körperchen ist sehr wechselnd, die kleinsten sind mit dem Okularmikrometer kaum meßbar, die größten haben einen Durchmesser von mehr als  $2\mu$ , sie stellen sich manchmal als kleine Ringe dar. Wenn man Zelle und beide Fortsätze zentral angeschnitten hat, sieht man, daß die Myelinscheide vom peripheren Fortsatz her ohne Unterbrechung auf die Zelle übergeht und am zentralen Pol kontinuierlich mit dem Mark des zentralen Fortsatzes zusammenhängt (Abb. 2—4). Eine Unterbrechung an einem oder gar beiden Polen, die auf einen Ranvierschen Schnürring deuten würde, konnte nicht beobachtet werden. Wohl aber konnte ich an günstig geschnittenen Zellen sehen, daß der erste Ranviersche Schnürring des Fortsatzes in einiger Entfernung von der Zelle das Mark unterbricht (Abb. 2—3), der Abstand des Schnürringes von der Zelle war nie kleiner als die größte Länge der Zelle, manchmal aber größer.

Im allgemeinen ist die Markscheide der Zelle ein wenig dünner als die der Fortsätze, ihre absolute Dicke schwankt zwischen dem gerade noch Sichtbaren und  $1,5\mu$ . Bei einer ovalen Zelle von  $30:24\mu$  sah ich aber, daß die Myelinhülle der Zelle deutlich fast doppelt so dick war, als bei den Fasern. Wiederholt konnte ich die Beobachtung machen, daß der periphere Neurit kurz vor seinem Eintritt in die Zelle deutlich an Kaliber verliert. Bei einer dicken Faser von  $9\mu$  verringerte sich der Durchmesser im Verlauf einer Strecke

von  $10\mu$  auf  $\frac{2}{3}$ , also  $6\mu$ . Dabei blieb die Dicke des Myelins unverändert, kadaveröse Veränderungen können dieses Phänomen kaum verursacht haben, da es sich um blutfrisch fixiertes Material handelte.

Besonders interessant fand ich den Vergleich der Zellgrößen mit der Dicke der Fortsätze. In fast allen Fällen fand ich, daß der periphere Fortsatz dicker als der zentrale ist. Meistens betrug der

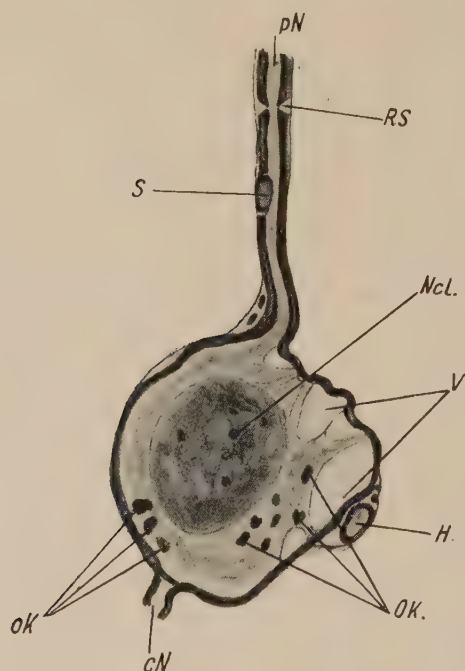


Abb. 2

Unterschied knapp  $1\mu$ , bei einzelnen Zellen büßte aber der zentrale Neurit gegenüber dem peripheren  $\frac{1}{3}$  des Kalibers ein. Eine Gesetzmäßigkeit zwischen Zellgröße und Faserdicke konnte nicht gefunden werden. Oft gehört zu auffallend kleinen Zellen ein besonders dicker peripherer Neurit, während bei sehr großen Zellen dünne Fortsätze beobachtet wurden. Ich dachte daher eine Zeitlang daran, so paradox es mir erschien, daß das Faserkaliber umgekehrt proportional der Zellgröße sei, fand dann aber an anderen Schnitten das gerade Gegenteil, so daß ich weder eine direkte noch eine umgekehrte Proportionalität behaupten möchte.



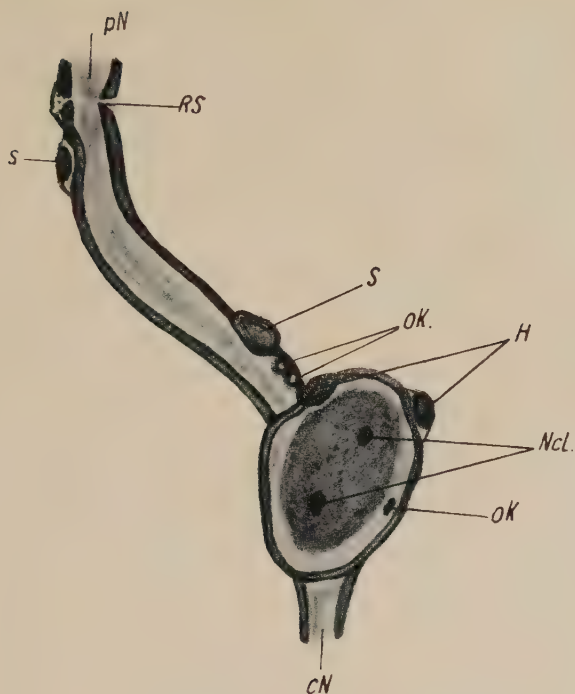


Abb. 3. *Salamandra maculosa*, markhaltige Ganglienzellen aus dem N. acusticus. Ncl. — Nucleolus, V — Vacuolen, oK — osmierbare Körperchen, H — Hüllzellenkerne, pN — peripherer Neurit, cN — zentraler Neurit, RS — Ranvierscher Schnürring, S — Schwanscher Kern. Formol, 2% OsO<sub>4</sub>, Kaliumbichromat, Alaun-Cochenille, Methylbenzoat-Celloidin-Paraffin 8  $\mu$ . Vergr. ca. 1200 fach

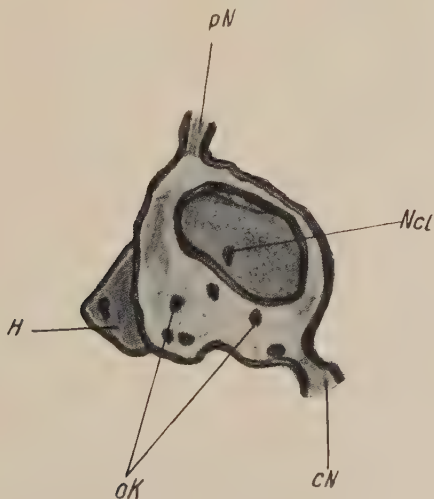


Abb. 4. Bei H ein großer dreieckiger Hüllzellenkern, sonst wie 2 und 3

Die Hüllzellen sind spärlich, 5:7 bis 6:11  $\mu$  groß, mehr als drei waren an einer Ganglienzelle im Schnitt nicht zu finden. Vereinzelte besonders große Hüllzellen haben einen dreieckigen Kern von 9 bis 10  $\mu$  Kantenlänge (Abb. 4), der mit seiner Basis der Markscheide eng anliegt.

Wenn sich die Markscheide bei der Schrumpfung dem Plasma angelegt hat, ist zwischen ihr und dem Hüllplasmodium ein deutlicher Spalt wahrnehmbar.

Die Hüllzellen gehen an den Polstellen direkt in die Schwannsche Scheide der Fortsätze über, bei einigen Zellen fand ich an der Übergangsstelle das Plasma des Neurilemms etwas verdickt und kleine osmierbare Körperchen eingelagert (Abb. 2).

Das interstitielle Bindegewebe ist meines Erachtens spärlich, da ich immer nur wenige Bindegewebskerne finden konnte.

Außer den Zellen, die ich in Gruppen unterbringen konnte, fielen mir hin und wieder besonders große, ovale Zellen mit rundem Kern auf. Die größte hatte eine Ausdehnung von 40:33  $\mu$ , der Kern war kreisrund bei 18  $\mu$  Durchmesser, der Nucleolus maß etwas über 3  $\mu$ . Diese Zellen hatten eine deutliche dünne Markscheide. Außer ihrer großen Seltenheit ist bei diesen ganz großen markhaltigen Ganglienzellen auffällig, daß ihre sehr kleinen osmierbaren Körperchen recht zahlreich sind und halbmondförmig um den Kern an seiner zentralwärtigen Zirkumferenz liegen. Sie erinnern sehr an die Lipofuscin-Pigmentkörnchen, die sich auch mit  $\text{OsO}_4$  schwärzen und am schönsten beim Menschen zu finden sind.

Zum Abschluß sei noch bemerkt, daß die kleinen marklosen Ganglienzellen im ventralen Viertel des Ganglions lokalisiert sind, wo sie in zwei bis drei Reihen gelagert sind. Die großen marklosen Zellen, die nur sehr spärlich zu finden waren, liegen zwischen den markhaltigen eingestreut.

Für die prozentuelle Verteilung ergab sich folgende Aufstellung:

Markhaltige Zellen	449 = 53,4%
Teilweise markhaltige Zellen	62 = 7,3%
Marklose Zellen	331 = 39,3%
	<hr/> 842 = 100,0%

Andere Hirnnerven: 1. Ggl. jugulare.

Im Ggl. jugulare beherrschen marklose, unregelmäßig gestaltete Zellen das Bild, deren mittlere Größe bei 30:15  $\mu$  und 10,5:21  $\mu$  Kerngröße liegt. Die markhaltigen Zellen sind im Verhältnis zum

Acusticus recht groß, kommen aber nur zu einem geringen Prozentsatz vor. Auffällig ist, daß sie zu Paaren, seltener zu dritt oder zu viert, in die marklosen Zellen eingestreut sind. Die größten unter ihnen maßen  $52,5:37,5\mu$  bei einer Kerngröße von  $22,5:13,5\mu$ , die kleinen haben eine Ausdehnung von  $25:21\mu$  bei einer Kerngröße von  $16,5:15\mu$  durchschnittlich. Diese letzteren entsprechen also etwa den großen, gehäuft vorkommenden Zellen des Acusticus. Das Plasma dieser Zellen ist etwas granuliert, osmierbare Körperchen sind nicht so regelmäßig wie in den Zellen des Octavus, wenn sie vorhanden sind, erscheinen sie auffallend klein. Die Kernmembran ist deutlich ausgeprägt, desgleichen der Nucleolus.

Auffallend ist die Armut an Hüllzellen, auf dünnen Schnitten fand sich bei einzelnen Ganglienzellen kaum mehr als ein Hüllkern.

2. Auch im Ggl. prooticum finden sich vereinzelt Zellen mit Markscheide.

Bei gründlicher Untersuchung der Zellen des Ncl. terminalis n. VIII konnte ich keinerlei Anhaltspunkte finden, die auf das Vorhandensein von markhaltigen Zellen hindeuten würden.

Tabelle 2

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. VIII und X von Salamandra maculosa (errechnete Durchschnittswerte).

Zellart	Zell-		Kern-		Größte Zelle	Kleinste Zelle
	Länge	Breite	Länge	Breite		
Ggl. VIII						
markhaltig, oval	28,5	23	17	14	40 : 33	26 : 20
markhaltig, gedrun-						
gen spindelförmig	22	18,5	13	11	23 : 19	20 : 15,5
markhaltig, rund	16,5	14,5	12,5	9,5	18 $\varnothing$	13,5 : 13
kleine marklose	15,5	14,5	10,5	6,0	18 : 16	11 : 10
große marklose	30	24	16,5	14	34 : 27	26 : 23
Ggl. X						
markhaltig, groß	42,5	29,5	20	16	52,5 : 37,5	34,5 : 22,5
markhaltig, klein	26	21	16,5	14	27 : 21	24 : 19

Die übrigen Vagus-Zelltypen und die vereinzelt markhaltigen Zellen des Ggl. prooticum sollen in dieser Tabelle unberücksichtigt bleiben.

### III. Reptilien: Lacerta agilis

Zur Untersuchung der markhaltigen Ganglienzellen bei der Zauneidechse verwendete ich Celloidin-Serienschnitte, die den ganzen Hirn-

schädel samt Inhalt zeigten. Zur besseren Durchdringung mit  $\text{OsO}_4$  wurde das rechte Labyrinth von basal her eröffnet. Dadurch wurde nur der N. acusticus der rechten Seite vollständig osmiert, während der linke nur eine schmutzig-braune Myelinsubstanz zeigte, bei Nachfärbung mit Weigertschem Eisenhämatoxylin konnte in dem unvollständig osmierten Ganglion das Neurokeratingerüst dargestellt werden.

Untersucht wurden: 1. Ggl. acusticum, 2. Ggl. semilunare, 3. Ggl. spinale (cervicale I.).

Zur Darstellung der Ncl. terminales n. acustici war die Osmierung des Hirnstamms nicht vollständig genug.

Das Vorkommen von markhaltigen Zellen im Ggl. acusticum von *Lacerta agilis* beschrieb bereits Leydig (1864), jedoch ohne genauere Angaben zu machen. Auch die wenigen Worte, die Münzer (1931) diesem Reptil widmet, sind nach meiner Meinung nicht ausreichend um von genauerer Kenntnis sprechen zu können.

Das Hauptganglion liegt als ca.  $500\mu$  großer konischer Knoten unmittelbar vor dem Eintritt des Nerven in den Hirnstamm in die Vereinigungsstelle der Einzeläste eingeschaltet und zeigt mit seiner Spitze zur Labyrinthkapsel. Man findet aber auch reichlich Zellen in den Ästen des Acusticus, teilweise sind sie bis nahe an die Sinnesendstellen in die periphersten Äste vorgelagert.

Das erste, was mir bei der Durchmusterung der Zellen auffiel, war die außerordentliche Dicke der Markscheide der großen Zellen, die diesen ein eigenartig auffälliges Aussehen verleiht.

Münzer (1931) glaubte, die Zellen dieses Ganglions in vorwiegend runde Zellen von  $20-36\mu$  Durchmesser und einige spindelige von durchschnittlich  $36:22\mu$  einteilen zu können. Er gibt aber selbst zu, daß er nur wenige Messungen durchgeführt hat.

Nach systematischer Durchmusterung von 857 Zellen stellte sich heraus, daß es drei Typen markhaltige und zwei marklose gibt; und zwar:

1. Große spindelförmige Zellen mit ausgesprochen dicker Markscheide, durchschnittlich  $33:17,5\mu$ .
2. Mittelgroße spindelförmige Zellen mit ungleicher Markdicke, durchschnittlich  $22,5:14,7\mu$  groß.
3. Kleine spindelige, markarme Zellen (d. h. Zellen mit dünner Markscheide), von einer Durchschnittsgröße von  $15,5:11\mu$ .
4. Selten vorkommende große marklose Zellen, ca.  $27:22,5\mu$ .
5. Kleine marklose Zellen, durchschnittlich  $16,5:7,5\mu$ .

Zur topographischen Verteilung ist zu sagen, daß die kleinen Zellen ohne Markscheide im ventralen Anteil des Hauptganglions konzentriert sind, während die anderen Zellen durchaus gemischt



vorkommen, die größten Zellen liegen vorwiegend im Hauptganglion. Im Gegensatz zu Münzer fand ich kaum runde Zellen, möchte dazu aber bemerken, daß ich, um Fehlerquellen nach Möglichkeit auszuschalten, grundsätzlich nur jene Zellen gezählt und gemessen habe, die Kern und Nucleolus sowie mindestens einen Fortsatz im Schnitt zeigten. Bei den größten Zellen habe ich meine Forderung auf beide Fortsätze ausgedehnt, nur bei den kleinen marklosen verzichtete ich auf die Sichtbarkeit der Neuriten, da diese zu selten sind.

Nach diesem Modus befand sich unter 857 Zellen eigentlich nur eine einzige wirklich runde von  $15:15\mu$  Durchmesser, sie hatte einen  $7,5\mu$  großen Kern und eine  $1\mu$  dicke Markscheide. Die Fortsätze standen oppositopolar, waren aber nur eine geringe Strecke zu verfolgen. Alle anderen Zellen waren typisch spindelig opposito-bipolar gebaut (Abb. 5), eine Ausnahme hiervon stellen lediglich die großen marklosen Zellen dar. Sie sind ebenfalls bipolar, ihre Neuriten stehen sich aber genähert, so daß eine birnenförmige Gestalt resultiert, etwa Typ C der Münzerschen Skala der Umwandlung opposito-bipolarer Zellen in pseudounipolare.

In bezug auf Form und Größe unterscheiden sich die Zellen von Eidechse und Feuersalamander besonders dadurch, daß bei letzterem die größten markhaltigen Zellen viel seltener zu sehen sind und eine viel dünnere Markscheide haben als die bei der Eidechse. Außerdem gehört bei *Lacerta agilis* meistens zu einer großen Zelle eine dicke Markscheide, zu einer kleinen eine dünne. Die größten unter den markhaltigen Zellen besitzen auch die dicksten Fortsätze,  $7,5\mu$  konnte ich öfters messen, jedoch fand ich keine bis zu  $11\mu$  dicken wie beim Salamander. Fast regelmäßig ist der zentrale Neurit dünner als der periphere, die Markscheide geht aber unter Wahrung ihrer Dicke kontinuierlich vom peripheren über den Zellkörper auf den zentralen Fortsatz über. Alle diese Gesetzmäßigkeiten konnten bei *Salamandra maculosa* nicht beobachtet werden.

An den Polstellen findet sich nirgends die Andeutung eines Ravnierschen Schnürrings, der erste liegt in einiger Entfernung von der Zelle. Wohl aber findet man zwischen Polstelle und erstem Schnürring Schmidt-Lantermannsche Einkerbungen. Bei den zu Vergleichszwecken mit Eisenhämatoxylin nachgefärbten Schnitten sieht man gelegentlich den Achsenzylinder geschwärzt. Dabei ließ sich die interessante Beobachtung machen, die ich bei

Säugern wiederfand, daß das sog. Axolemm (oder Mauthnersche Scheide) sich als feiner Spalt zwischen Markscheide und Plasma der Zelle fortsetzt (Abb. 5).

Die Markscheide ist infolge ihrer enormen Dicke meist nicht verändert, so daß sie dem Neurilemm anliegt, während das perinucleäre Plasma sich deutlich retrahiert hat. Die absolute Dicke des Myelins beträgt von maximal  $3\mu$  bis zur unteren Grenze der Meßbarkeit (für Okularmikrometer). Die Dicke der Fortsätze bewegt sich in den Grenzen von  $1,5$ – $7,5\mu$ .

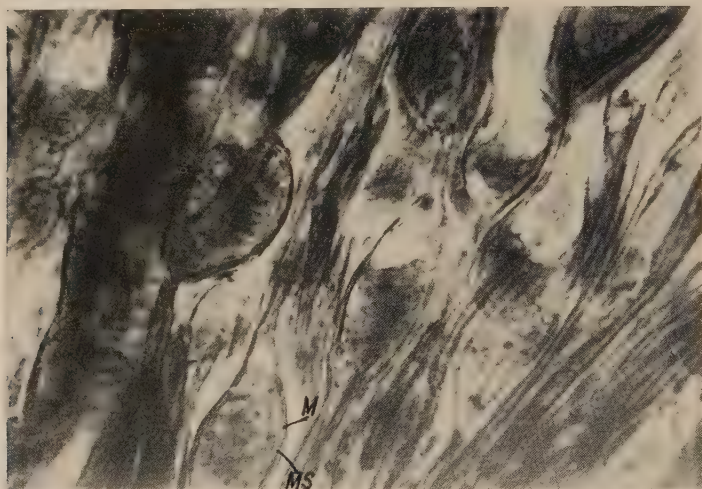


Abb. 5. *Lacerta agilis*, große markhaltige Ganglienzellen aus dem N. acusticus.  
 M — Markscheide, MS — Mauthnersche Scheide (=Axolemm). Formol,  $\text{OsO}_4$  0,5%, Kaliumbichromat-Alaun-Cochenille, gesätt. Lösung von Natriumsulfid in 70% Alk., Glycerin-Celloidin  $20\mu$ .  
 Leitz „Panphot“ 1/12 Öl, Okular  $6\times$ . Auszug 32 cm (935 fach, auf  $\frac{1}{6}$  verkl.)

Einzelne Zellen des Ggl. VIII des vor der Osmierung nicht eröffneten Labyrinths, dessen Markscheiden, wie ich eingangs erwähnte, nur wenig geschwärzt waren, zeigten nach Eisenhämatoxylin-Färbung das Neurokeratin-Netzwerk. Dieses geht als feinmaschiges Geflecht vom peripheren Fortsatz kontinuierlich über die Zelle auf den zentralen Fortsatz über. Ein Unterschied zwischen der Maschenweite an den Fortsätzen und der Zelle ist nicht zu bemerken, die Maschen sind fast unmeßbar klein.

Die Kerne aller Typen haben eine deutlich geschwärzte Kernmembran, deutlichen Nucleolus von  $0,75$ – $4,5\mu$  sowie spärlich Chromatin. Die Kerngröße schwankt zwischen  $1,5\mu$  bei den klein-

sten und  $12\ \mu$  bei den großen marklosen Zellen; die kleinen markhaltigen haben regelmäßig Kerne von  $6-7.5\ \mu$  Größe, dagegen schwankt diese bei den mittelgroßen und großen außerordentlich ( $4.5-12\ \mu$ ). Der Kern liegt meist exzentrisch, oft auch polständig. Während es sich also beim Salamander um plasmaarme großkernige Zellen handelt, liegen die Verhältnisse hier meist umgekehrt.

In Übereinstimmung mit Münzer vermißte ich bei allen Zellen die osmierbaren Körperchen, lediglich die seltenen großen marklosen Zellen enthalten etwas feinkörniges Pigment, das sich mit  $\text{OsO}_4$  schwärzt. Es dürfte sich um Lipofuscin handeln.

Um die Zellen findet sich ein kernarmes Hüllplasmodium, man sieht, auch an Schnitten von 20 und  $40\ \mu$  Dicke, nur einen Kern, der halbmondförmig meist am peripheren Pol liegt. Bei den mittelgroßen markhaltigen Zellen findet man selten zwei, noch seltener bei den größten drei Hüllzellenkerne. Dabei handelt es sich dann stets um in ihrer Größenordnung seltene markarme Zellen. (Z. B. hatte eine große Zelle von  $33:21\ \mu$  bei drei Hüllzellen nur eine  $1.5\ \mu$  dicke Markscheide; eine  $22.5:15\ \mu$  messende mit  $0.75\ \mu$  dicker Markscheide zeigte zwei Hüllzellenkerne.)

Die Kerne der Hüllzellen sind kaum je unter  $6\ \mu$  lang, bei den größten Zellen aber auch nicht über  $7.5\ \mu$ .

Das Bindegewebe im soeben beschriebenen Ganglion ist sehr spärlich.

Im Ganglion semilunare (N. trigemini) konnte ich einwandfrei wenige markhaltige Zellen finden, ihre Zahl ist aber so gering, daß eine Prozentangabe nur schwer möglich ist. Sie liegen in den Randgebieten des Ganglions, eine einzige markhaltige Zelle fand ich in der Mitte des Ganglions eingestreut. Es handelt sich hierbei um opposito-bipolare Zellen, die in die Gruppe I und II der Aufstellung für den N. VIII passen würden. Die Darstellung des Neurokeratingerüsts ist mir hier nicht eindeutig gelungen. Im Gegensatz zu den Zellen im Ggl. VIII enthalten hier sowohl die marklosen als auch die markhaltigen reichlich osmierbare Körperchen.

Die Untersuchung des Ggl. cervicale I ergab im ganzen die Auffindung von zwei markhaltigen Zellen, die typisch opposito-bipolar  $15:6\ \mu$  groß waren. Sie lagen im medialen Randgebiet in der oberflächlichsten Schicht von Zellen.

Tabelle 3

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. VIII von *Lacerta agilis*  
(alles errechnete Durchschnittswerte).

Zelltyp	Zell- Länge	Breite	Ø Kern	Ø Ncl.	Zahl der Hüll- zellen	Mark- dicke	Dicke der Neuriten		Kleinste Zelle	Größte Zelle
							centr.	periph.		
Große spindelförm., dickes Mark	33,5	17,5	7,8	2,0	(max 3) 1	2,5	4,7	5,5	30 : 13,5	37,5 : 19,5
Mittelgroße, versch. Mark	22,5	14,7	7,85	2,1	(max 2) 1	1,6	3,5	4,1	18 : 9	28,5 : 18
Kleine spindelförm., dünnes Mark	15,5	11,0	6,85	1,5	1	0,5	3,45	3,5	13,5 : 10,5	16,5 : 13,5
Große, ohne Mark (selten!)	27	22,5	12	3	1	—	3,0	4,5	25,5 : 22	28 : 23,5
Kleine, ohne Mark	16,5	7,5	5,5	1,8	1	—	zu selten sichtbar		15 : 4,5	18 : 12

#### Prozentuelle Verteilung

Zellen mit dicker Markscheide	271 = 31,6 %
Zellen mit dünner Markscheide	439 = 51,2 %
Zellen ohne Markscheide	147 = 17,2 %
	857 = 100,0 %

Insgesamt sind also 82,8 % aller Ganglienzellen des N. acusticus bei *Lacerta agilis* mit Markscheide versehen.

#### IV. Vögel: *Passer domesticus*

Zur Gewinnung einer zulänglichen Kenntnis über die markhaltigen Ganglienzellen beim Haussperling wurden Celloidin-Serienschnitte durch den Hirnschädel und die intakten Labyrinth untersucht, die Kalotte war zwecks besserer Fixierung am frisch getöteten Tier abgetrennt worden. Das Formol-Material wurde in 0,5 %iger Osmiumsäure behandelt und mit Cochenille nachgefärbt.

Untersucht wurden: 1. Ggl. stato-acustica, 2. Ggl. semilunare, 3. Ggl. jugulare, 4. Ggl. cervicale I., 5. Ggl. cervicale superius trunci sympathici.

Münzer (1931) veröffentlichte Befunde von *Gallus domesticus*, er hatte von den Octavus-Ganglien nur das an der Austrittsstelle gelegene untersucht und war dabei zu dem Ergebnis gekommen, daß darin einheitlich große markhaltige Zellen vorkommen.

Ich habe beim Sperling nun auch die anderen Ganglien im Verlaufe des N. stato-acusticus untersucht und erhob folgende Be-



funde: Das an der Durchtrittsstelle gelegene Ganglion ist nach dem Faserverlauf für das statische Organ zuständig, ähnlich dem Ggl. vestibulare der Säuger enthält es die größten Zellen (Abb.6). Vor dem Austritt aus der Labyrinthkapsel gesellt sich dem Hauptstamm aber bereits der R. lagenocochlearis zu. Die Zahlen, die in die Fasern dieses Nerven eingeschaltet sind, bilden an der lateralen Seite, also dem Cortischen Organ zugekehrt, ein schmales, langgestrecktes Ganglion, das so innig in das Stämmchen eingebettet ist, daß makroskopisch ein Ganglion nicht zu erkennen ist. Es ist, analog dem Ggl. spirale cochleae der Säuger, bevorzugt aus mittelgroßen und kleinen Zellen aufgebaut, lediglich im kaudalsten, der Macula lagenae zugehörigen Teil, befinden sich wieder große Ganglienzellen, die auch deutlich vom Ggl. cochleae abgegrenzt sind.

Insofern als die Ganglienzellen weit peripherwärts in unmittelbare Nähe der Sinnesendstellen vorgelagert sind, haben die Ganglien des N. stato-acusticus mikroskopisch-anatomisch eine große Ähnlichkeit mit denen der Eidechse. Eine weitere, sehr nahe Übereinstimmung ergibt sich aus der Betrachtung der Größeneinteilung der vorkommenden Zellen:

1. Große spindelförmige markhaltige Zellen, meist mit dicker Markscheide ( $2\ \mu$ ), mit einer Durchschnittsgröße von  $30:17\ \mu$ .
2. Mittelförmige gedrunken-spindeligen Zellen, meist mit dünner Markscheide ( $1\ \mu$ ), durchschnittlich  $22:14,5\ \mu$  groß.
3. Kleine spindelförmige markhaltige Zellen, meist mit dünner Markscheide, ca.  $15:10,5\ \mu$  im Durchschnitt.
4. Sehr seltene große marklose Zellen, etwa  $26:18\ \mu$  Größe im Durchschnitt.
5. Kleine marklose Zellen, durchschnittlich  $12:8,5\ \mu$ .

Außer dem zur topographischen Verteilung schon eingangs Gesagten sei noch bemerkt, daß die marklosen kleinen Zellen besonders im ventralen Anteil des Ggl. vestibulare vorkommen, die seltenen großen marklosen sind dagegen mit Ausnahme des Ggl. cochleae überall eingestreut.

Die Zellen sind fast ausnahmslos opposito-bipolar, der zentrale Fortsatz verliert gegenüber dem peripheren bis zu einem Drittel an Kaliber. Die Markscheide geht regelmäßig ohne Unterbrechung vom peripheren Neuriten über die Zelle auf den zentralen über, ein Ravierverscher Schnürring war an den Polstellen niemals zu sehen. Bei der Untersuchung der Markdicke ergab sich  $2,5\ \mu$  als Maximum, die kleinen Zellen ließen gerade noch eine zarte ge-

schwärzte Kontur erkennen. Bei *Lacerta* hatte ich die Beobachtung gemacht, daß die dicksten Markhüllen, wie sie bei den größten Zellen vorkommen, dem Neurilemm anliegen, während sich das Plasma retrahiert. In noch viel auffälligerer Weise trat das beim Sperling hervor: Die größten Zellen, mit  $2\mu$  dicker Markscheide, haben regelmäßig einen deutlich sichtbaren Schrumpfungsspalt zwischen Plasma und Myelin (Abb. 6), die Ganglienzellen mit dünner Lipoidhülle dagegen lassen ein wohlbegrenztes Neurilemm erkennen, von dem sich die Markscheide gelöst hat, welche ihrerseits die innere Grenze des so entstandenen Spaltes darstellt, und das geschrumpfte Plasma mit Kern enthaltend, einen stechapfelähnlichen Knoten im Neuron zu bilden scheint.

Diese Beobachtung läßt sich mit der von manchen Autoren vertretenen Anschauung, wonach das Myelin im Neurilemm liegen soll, nicht vereinbaren. Hier möchte ich noch bemerken, daß bei den Warmblütlern ein großer Unterschied im chemischen Verhalten des Plasmas der markhaltigen und marklosen Ganglienzellen zu bestehen scheint: Während die Zellen mit Markscheide die soeben beschriebenen Schrumpfungserscheinungen aufweisen, sind die nach dem angegebenen Verfahren behandelten marklosen Zellen praktisch unverändert, dieses unterschiedliche Verhalten dürfte seine Begründung in einer größeren Labilität des Plasmas bei den Markhaltigen einerseits und einer größeren Stabilität bei den Marklosen andererseits finden.

Die Kerne der größten Zellen haben einen Durchmesser von durchschnittlich  $9\mu$ , selten sind sie längs-oval etwa  $8:12\mu$  groß. Der Kerndurchmesser der kleineren Zellen beträgt durchschnittlich  $6\mu$ , selten geht er auf  $4\mu$  herunter. Alle Kerne haben eine scharf konturierte Kernmembran, sind chromatinarm und enthalten einen, manchmal auch zwei, bis zu  $2\mu$  großen Nucleolus. Der Kern liegt in der Regel meist exzentrisch.

Das Plasma der Ganglienzellen ist deutlich fein granuliert, Pigment oder osmierbare Körperchen waren nicht sichtbar, hierin stimmen meine Beobachtungen mit denen Münzers beim Huhn überein. Manchmal zeigen sich randständige Vacuolen, die wohl als Fixations-Artefakte zu deuten wären.

Die absolute Dicke der Fortsätze ist sehr variabel, die dicksten von  $7.5\mu$  gehören den größten Zellen an, die dünnsten maß ich mit  $2\mu$ .

Das Neurilemm ist an Fasern und Zellen deutlich ausgebildet, jedoch ist die Zahl der Randzellen gering. Mit Münzer stimme

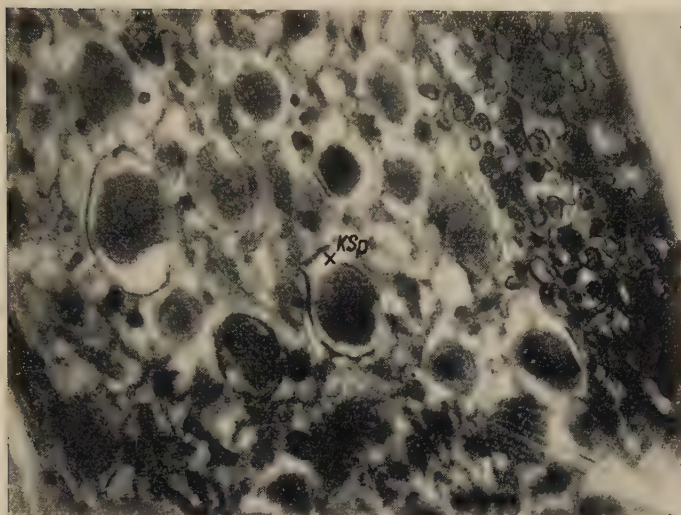


Abb. 6. *Passer domesticus*, markhaltige Zellen aus dem Ggl. vestibulare. KSp — künstlicher Schrumpfungsspalt zwischen Plasma und Markscheide. Formol,  $\text{OsO}_4$  0,5%, Kaliumbichromat-Alaun-Cochenille, gesätt. Lösung von Natriumsulfid in 70% Alk., Glycerin-Celloidin 20  $\mu$ . Leitz „Panphot“ 1/12  $\text{Öl}$ , Okular 6 $\times$ , Auszug 32 cm, (935 fach, auf  $\frac{4}{5}$  verkl.)

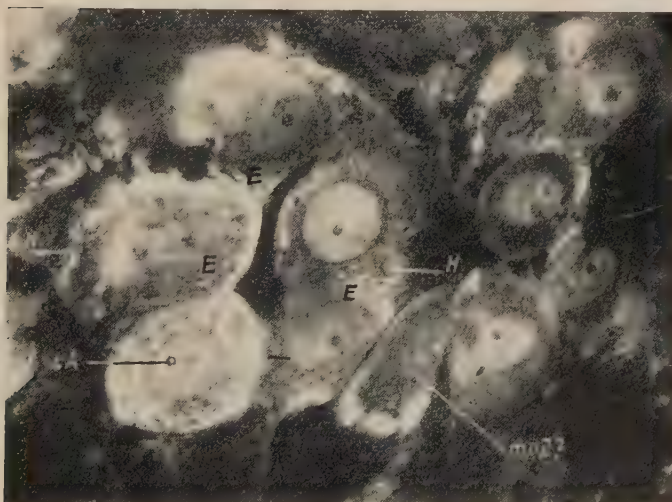


Abb. 7. *Passer domesticus*, marklose Spinalganglienzellen aus dem Ggl. cervicale I. (Vgl. hiermit Abb. 6!) H — Hüllkerne, E — Einschlusskörperchen, ca — zentrale Aufhellung (935 fach, auf  $\frac{4}{5}$  verkl.). Technik wie Abb. 6, jedoch zur besseren Hervorhebung der Einschlüsse mit Meyers Hämalaun-Azophloxin nachgefärbt

ich in dem Ergebnis überein, daß die Norm ein Hüllzellenkern ist, das Maximum sind drei. Darin ähneln die Ganglienzellen des N. VIII vom Sperling wiederum denen der Eidechse. Die marklosen Zellen dagegen besitzen meist 4—5 Randzellenkerne, die seltenen großen sogar 10—12. Die Größe der Hüllzellenkerne, die oft Bohnenform haben und mit der konkaven Seite zur Markscheide zeigen, beträgt 6—7,5  $\mu$ .

Das Endoneurium ist kern- und faserärmer als bei den von mir untersuchten Säugern.

### Ganglion cervicale I

Im Spinalganglion des Sperlings finden sich vorwiegend zwei Zelltypen, die stets ohne Marküberzug sind. Der größere Typ ist länglich oval und mißt durchschnittlich 32,5 : 24,5  $\mu$ , der Kern hat eine Durchschnittsgröße von 15 : 11,5  $\mu$ , wobei die größten Kerne etwa bei 16,5 : 12  $\mu$  liegen und ebenfalls ovale Formen haben, runde Kerne sind nicht häufig. Die Nucleoli sind meist in der Einzahl vorhanden bei einem durchschnittlichen Durchmesser von 3  $\mu$ , gelegentlich kommen zwei vor, wovon dann der zweite nur etwa 1  $\mu$  mißt. Manche Kernkörperchen von 3  $\mu$  Größe enthalten eine zentrale bläschenförmige Aufhellung, die in  $\text{OsO}_4$ -Präparaten bei hoher Einstellung scharf begrenzt, 1  $\mu$  groß, kreisrund und tief-schwarz erscheint, der Nucleolus dagegen hell mit dunkler Begrenzung, bei tiefer Einstellung erscheint der Nucleolus dunkel und die Aufhellung leuchtet auf (Abb. 7). Es ist anzunehmen, daß dieses im Nucleolus gelegene Körperchen, über dessen Beschaffenheit nähere Angaben nicht gemacht werden können, mit dem von Schroen, Ciaccio, Studnička und Alagna (1909) bereits als Nucleolus beschriebenen identisch ist.

Der kleinere Typ, der an Häufigkeit dem ersteren etwas nachsteht, wird dadurch charakterisiert, daß die Zellen mehr rund erscheinen und nur etwa 22,5 : 20,5  $\mu$  Durchschnittsgröße aufweisen. Die Kerne messen etwa 11—12  $\mu$ . Der Nucleolus kommt meist nur in der Einzahl vor und ist mit 2  $\mu$  etwas kleiner als bei den großen Zellen.

Nur einmal habe ich eine zweikernige Zelle gefunden. Sie gehört bei einer Größe von 33,5 : 30  $\mu$  zum ersten Typ; bei hoher Einstellung war der eine Kern mit 13,5  $\mu$  Durchmesser und 2,5  $\mu$  großem Nucleolus bei tiefer, der andere 12 : 9  $\mu$  große mit zwei



Tabelle 4

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. VIII von *Passer domesticus* (errechnete Durchschnittswerte).

Zelltyp	Größe		$\emptyset$		Mark- dicke	Zahl der Hüll- zellen	Kleinste Zelle	Größte Zelle
	Länge	Breite	Kern	Nel.				
Große spindelf. markhaltig	30	17	9	2	2	(max 3) 1	24 : 12,5	39 : 22,5
Mittelgroße gedr.-spindelig markhaltig	22	14,5	7,5	2	1			
Kleine spindel- förm., markh.	22	14,5	7,5	2	1	1	20 : 13,5	22,5 : 15
Große markl. (selten!)	15	10,5	6	1,5	unter 1	1	10 : 6	18 : 12
Marklos klein	26	18	9	2	—	11	25 : 20,5	28 : 22
	12	8,5	6	1,5	—	4	10 : 6	16 : 11,5

#### Prozentuelle Verteilung:

Zellen mit dicker Markscheide	206 = 24,2 %
Zellen mit dünner Markscheide	368 = 43,2 %
Zellen ohne Markscheide	279 = 32,6 %
	<u>853 = 100,0 %</u>

Nucleoli, wovon der eine  $2\mu$  mit Nucleololus, das andere  $1\mu$  groß war, sichtbar.

Das Plasma ist bei beiden Typen fein granuliert und weist häufig Einschlußkörperchen auf, die getreidekornförmig aussehen, ca.  $3\mu$  lang und  $1\mu$  breit sind und außer einer etwas dunkleren Umrandung keine Strukturen aufweisen (Abb. 7). In manchen Zellen liegen diese Körperchen in Dutzendzahl sphärisch um den Kern angeordnet. Vermutlich handelt es sich um Eiweißkristalloide. Besonders gut und schon bei schwacher Vergrößerung sind sie in eigens mit Haemalaun-Azophloxin nachgefärbten Präparaten sichtbar.

Selten, aber sehr auffällig, ist ein dritter vorkommender Zelltyp: Diese Zellen sind unregelmäßig ca.  $21:15\mu$  bzw. dreieckig mit ca.  $18\mu$  Kantenlänge groß (Abb. 7). Der Kern ist meist kleiner als bei den anderen Zellen, seine Größe liegt zwischen  $6$  und  $9\mu$ , der Nucleolus ist auffällig groß ( $3\mu$ ). Da sich das Plasma sehr dunkel darstellt, außerdem durch seine starke Schrumpfung von den fast völlig unveränderten anderen Zellen absticht, wäre an ein besonderes Zustandsbild zu denken, allerdings ist es auch naheliegend, an multipolare Zellen zu denken, jedoch konnte der Entscheid an

osmierten Präparaten nicht gefällt werden. Markhaltige Zellen waren unter keinem der drei Zelltypen mit Sicherheit zu finden.

Das Ggl. *semilunare n. trigemini* ähnelt dem Spinalganglion sehr, jedoch kommen einige markhaltige Zellen vor. Die Zelleinschlüsse ließen sich hier jedoch nicht beobachten.

Im Ggl. *jugulare n. vagi*, das sehr uneinheitliche Zellelemente enthält, waren keine markhaltigen Zellen zu finden, desgleichen im Ggl. *cervicale superius trunci sympathici*, das mit dem ebengenannten anastomotisch verbunden ist.

## V. Säugetiere

### a) *Rodentia*: *Cavia cobaya*

Meine Befunde stützen sich auf Paraffin-Serienschnitte durch das uneröffnete Labyrinth, das nach Formol-Fixierung und  $\text{HNO}_3$ -Entkalkung in  $\text{OsO}_4$  (2%ig) behandelt und mit Kaliumbichromat-Alaun-Cochenille im Stück gefärbt wurde.

Die Acusticus-Ganglien des Meerschweinchens habe ich untersucht, um mich mit der Morphologie der markhaltigen Ganglienzellen bei den Mammaliern besser vertraut zu machen, war es mir doch bei diesem Tier möglich, meine Befunde gleich mit denen zweier Untersucher, nämlich Wittmaack (1904) und Münzer (1931) zu vergleichen. Außerdem mußte ich bei Cobaya annehmen, daß sich die Zellen besonders leicht darstellen lassen, hatte doch Wittmaack die markhaltigen Ganglienzellen der Säuger bei diesem Nager entdeckt. In der Tat waren auch schon die ersten Präparate brauchbar und zeigten, daß zwischen dem Ggl. *spirale cochleae* und dem Ggl. *vestibulare* einige Unterschiede bestehen.

Wenn Münzer feststellte, daß alle Zellen des Ggl. *spirale* einer Größenordnung angehören, so kann ich ihm nur beipflichten. Ebenso möchte ich die gleichmäßige Dicke des Markbelags, die Form sowie die Lage und Zahl der Hüllzellen bestätigen.

Da die Präparate einmal angefertigt waren, unterzog ich mich der geringen Mühe, wieder eine Anzahl Zellen zu zählen und zu messen. Unter 828 Zellen hatten 712 (das sind 86%) komplette, 31 (= 3.75%) inkomplette Markscheide, dagegen waren nur 85 (= 10.25%) marklos. Damit bestätige ich Münzers Annahme, daß „die marklosen Zellen in diesem Ganglion wohl die Ausnahme bilden“.

Etwas abweichende Befunde ergab aber die Untersuchung des Ggl. *vestibulare*. Während Münzer „wechselnde Größe“ von 20:17  $\mu$  bis 37:21  $\mu$  beschreibt, konnte beobachtet werden, daß die

Zellen sich zwanglos in drei Typen gliedern lassen, was also anscheinend allen Wirbeltieren gemein ist:

1. Große, ovoid-spindelige Zellen, meist mit dicker Markscheide, durchschnittlich  $48,5 : 30 \mu$  groß.
2. Mittelgroße, ovoid-spindelige Zellen, meist auch mit dicker Markscheide, Durchschnittsgröße  $35 : 23 \mu$ .
3. Kleine, runde oder spindelige Zellen mit zartem Markbelag, ihre Größe liegt durchschnittlich bei  $21 : 16 \mu$ .
4. Große marklose Zellen, die eine Durchschnittsgröße von  $34,5 : 28,5 \mu$  aufweisen.
5. Kleine marklose Zellen, durchschnittlich  $20 : 15 \mu$  groß.

Die großen marklosen Zellen der Gruppe 4 kommen wesentlich häufiger vor, als dies bei niederen Vertebraten der Fall ist. Nach meinen Ermittlungen läge der Gesamtdurchschnitt für alle markhaltigen Zellen des Ggl. vestibulare des Meerschweinchens bei  $37,5 : 24 \mu$ , also erheblich höher als Münzer angibt. Meine statistischen Werte beziehen sich auf 821 Zellen, danach liegen folgende Verhältnisse vor:

markhaltig	457 = 55,5 %
teilw. markhaltig	111 = 13,5 %
marklos	253 = 31,0 %
	<hr/> 821 = 100,0 %

Abweichend fand ich die Durchschnittskerngröße mit  $7,1 \mu$ , wogegen Münzer  $9 \mu$  angibt. Hüllzellenverhältnisse, Nucleoli und Pigmentgehalt fand ich, wie Münzer es beschreibt.

Mit Ausnahme der kleinsten markhaltigen Zellen, die einen phylogenetisch alten Eindruck erwecken und denen des Salamanders ähneln, handelt es sich bei den markhaltigen Zellen des Meerschweinchens also vorwiegend um plasmareiche und kleinkernige Zellen.

Im Ggl. vestibulare, in dem die Markdicke der Zellen sehr wechselt, war wiederum zu beobachten, daß dicke Markscheiden dem Hüllplasmodium anliegen bleiben, wie ein starkes Gewölbe, das sich selbst trägt, während die zarten Markscheiden mit dem Endoplasma schrumpfen und dieses, mehr oder minder gezackt, umrahmen, wobei zwischen Plasma und Mark ein feiner heller Saum sichtbar ist. Bei dem dicken, nicht dem Plasma anliegenden Mark wird dieser feine Saum zum klaffenden artefiziellen Spalt. Läge die Markscheide im Hüllplasmodium, so wäre es diesem wohl ein leichtes, bei der Schrumpfung des Plasmas der Ganglienzelle, an der es sich nicht beteiligt, das zarte Mark festzuhalten. Da dies aber nicht der Fall ist, kann die Myelinscheide nur im ganglionären Ektoplasma lokalisiert sein, das sie bei der Schrumpfung mitreißt.

Tabelle 5

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. VIII von *Cavia cobaya*  
(errechnete Durchschnittswerte)

Zelltyp	Größe		$\emptyset$ Kern	$\emptyset$ Ncl.	Mark- dicke	Zahl der Hüllzellen	Kleinste Zelle	Größte Zelle
	Länge	Breite						
Große Zellen dickes Mark	48,5	30	7,3	1,5	1 u. mehr	3 (max 5)	45:30	52,5:30
Mittel- große, meist dickes Mark	35	23	6,85	1,7	1 u. weniger	3,3 (max 5)	33:18	37,5:21
Kleine Zellen zartes Mark	21	16	7,1	1,5	unter 1	1,5	18:18	22,5:15
Große markl. Kleine markl.	34,5	28,5	7,5	1,5	—	2	30:30	37,5:27
	20	15	7,5	1,0	—	1,5	15:12	23:17

Vergleich zwischen Zell-Prozentanteilen Ggl. spirale und  
vestibulare

Ganglion	markhaltig		teilweise		marklos		Summe
	Zellzahl	%	Zellzahl	%	Zellzahl	%	
spirale	712	86,0	31	3,75	85	10,25	828
vestibulare	457	55,6	111	13,5	253	31,0	821

Eine weitere wichtige Beobachtung, die ich schon bei anderen Tieren beschrieb, ist folgende: Die marklosen Zellen sind auch beim Meerschweinchen nicht oder doch nur wenig geschrumpft, während die markhaltigen starke Schrumpfungerscheinungen zeigen. Dies könnte, wie bereits erwähnt, dadurch zu erklären sein, daß die markhaltigen ein weniger stabiles Plasmagefüge als die marklosen aufweisen. An den Polstellen fand sich keine Unterbrechung des Markes im Sinne eines Ranvierschen Schnürringes. Es herrschen vielmehr auch hier die gleichen Verhältnisse wie bei allen anderen Wirbeltieren: Es erfolgt ein kontinuierlicher Markübergang von Pol zu Pol über die Zelle.



Eine Frage, die sich nicht leicht beantworten läßt, ist, ob die bei den beschriebenen Tieren vorkommenden „teilweise markhaltigen Zellen“ in Wirklichkeit markhaltig sind und nur artefiziell einen Teil der Lipoidhülle einbüßen, oder ob sie etwas progredientere Formen im Sinne Münzers sind, die nicht mehr als eigentlich opposito-bipolar zu gelten hätten.

b) *Carnivora*: *Felis domestica*

Über die erwachsene Katze liegen bereits Befunde von Alagna (1909) und Münzer (1931) vor. Da mir bei der Durchsicht der Münzerschen Arbeit auffiel, daß dieser im Ggl. vestibulare nur eine einheitliche Zellform gefunden habe, die in der markhaltigen und marklosen Form auftreten soll, bei den bisher von mir untersuchten Vertebraten aber stets eine Unterteilung in fünf verschiedenen Zellformen möglich war, mir außerdem Münzers Angabe, daß unter vorwiegend marklosen Zellen vereinzelt markhaltige vorkommen sollen, nach Aufnahme der Befunde beim Meerschweinchen unwahrscheinlich erschien, ging ich an die Untersuchung.

Ich wählte neugeborene Tiere, die 24 Stunden post partum getötet und nach Entfernung der Calotte in Formol fixiert worden waren. Die präparatorisch isolierten knöchernen Labyrinth wurden vorsichtig in Trichloressigsäure entkalkt und nach dem O. Schultzeschen Osmium-Hämatoxylin-Verfahren behandelt, danach in Paraffin eingebettet und in Serienschnitte von je 6  $\mu$  zerlegt. Da sich, wie schon erwähnt, bei diesem Verfahren stellenweise die Achsenzylinder mitfärben, es ferner störend wirkt, daß Knorpel, Knochen und Bindegewebe sich auch schwärzen, ist die genaue Untersuchung nur an nicht zu dichten Stellen möglich. Diese sind dann aber so schön, daß sie für die aufgewandte Mühe völlig entschädigen: Es sind auch die feinsten Myelinsäume tingiert.

Als einwandfrei markhaltig ließen sich Zellen erkennen, bei denen das Plasma im Ganzen dichter und sicherlich lipoidreicher ist als das der übrigen, die ganze Zelle ist daher dunkler. Das sehr labile Plasma ist stark geschrumpft und vom Hüllplasmodium abgehoben, so daß ein im dunklen Präparat leuchtend heller Spalt um die Zelle klafft. In diesen Bildern ist dann die Markscheide unmittelbar am Plasma der Ganglienzelle angelegen, nur ein feiner heller Saum trennt sie von demselben. Bei achsengerecht

geschnittenen Zellen, die einen oder vielleicht sogar beide Pole im Schnitt zeigen, konnte ich nun einen nicht uninteressanten Befund erheben:

Die Schwannsche Scheide des Neuriten setzt sich in das im allgemeinen zwei bis vier Kerne enthaltende Hüllplasmodium fort; an der Polstelle sieht man oft deutlich, wie zwischen dem Mark des Neuriten und dem Neurilemm jener schon beschriebene feine Spalt immer breiter und schließlich um die Zelle zum klaffenden Spalt wird, der Mark und Neurilemm trennt und anzeigt, daß hier die Trennung zwischen Nervenzelle und Hüllgewebe zu suchen ist. Hierin befinde ich mich in völliger Übereinstimmung mit A l a g n a (1909), der als erster annahm, daß „die Markscheide dem äußersten Teil des ganglionären Protoplasmas angehöre“. Leider konnte er sich mit seiner Ansicht nicht durchsetzen, nur M ü n z e r (1931) schloß sich ihm an. Die Markscheide geht, ohne an den Polstellen durch einen R a n v i e r s c h e n Schnürring unterbrochen zu werden, von Pol zu Pol kontinuierlich über die Zelle. Vom mitgeschwärtzten Achsenzylinder wird sie durch einen feinen, hellen Saum getrennt: Die M a u t h n e r s c h e Scheide. Sie setzt sich an den Polstellen kontinuierlich fort und trennt das Mark vom ganglionären Plasma. Dadurch konnte ich zum erstenmal zeigen, daß das Axolemm nicht nur eine Erscheinung an der markhaltigen Faser, sondern auch an der markhaltigen Zelle ist. Ich sage absichtlich „Erscheinung“, nicht „Bildung“, denn hier erhebt sich die Frage, ob es sich nicht einfach um ein Artefakt handelt, wie u. a. S t ö h r (1928) schon andeutet. Aber darauf komme ich noch zurück. In der Tat finden sich nun auch beim neugeborenen Kätzchen im Ggl. vestibulare nur Zellen einer Größenordnung, die bei geringem Größenunterschied in der beschriebenen dunklen Form vorkommen, daneben findet sich ein heller Zelltyp gleicher Größenordnung, wobei die Kerne der letzteren ein wenig größer sein dürften. Der helle Typ (Abb. 8) tritt mit 28,5% erheblich hinter den einwandfrei markhaltigen dunklen (71,5%) zurück (Abb. 8), (Münzer beschreibt nur vereinzelte markhaltige Zellen!), hierin gleicht die Katze dem Meerschweinchen. Bei genauester Untersuchung machte sich aber nun hier die Subtilität der S c h u l t z e s c h e n Methode bemerkbar: Die hellen Zellen, die nicht geschrumpft erscheinen, enthalten statt eines scharf begrenzten Plasmas nur feinste Eiweiß-Koagula, die perinucleär dichter stehen und dadurch die Innenzone dunkler erscheinen

lassen, als die äußerst lichte Außenzone (Abb. 8). Das ist nichts Neues, denn so schilderten schon Flemming und Erik Mueller (1891) den Unterschied zwischen Ekto- und Endoplasma; dagegen hat noch niemand darauf hingewiesen, daß den „dunklen Zellen“, denen diese Einteilung streng genommen fehlt, trotzdem einen hellen Saum (Mauthnersche Scheide, s. o.) haben (Abb. 8). Besonders wichtig erscheint mir die Tatsache, daß das lockere Ektoplasma der hellen Zellen außen in den nach Schultze imprägnierten Präparaten von einer gestochen scharfen, weniger als  $1\mu$  dicken Kontur gegen die Hüllkerne getrennt

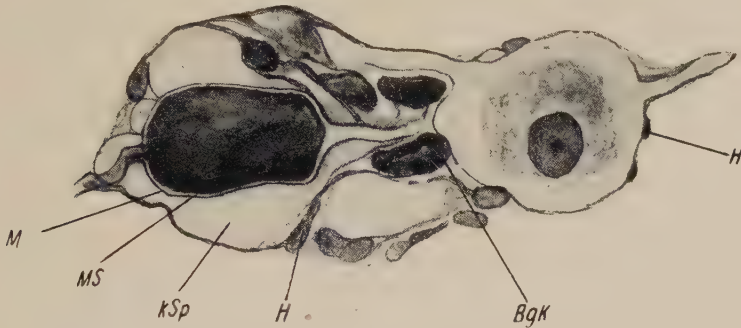


Abb. 8. *Felis domestica*, zwei Nervenzellen aus dem Ganglion vestibulare. Die linke Zelle von dunklem Typ hat relativ dickes Mark und zeigt die Mauthnersche Scheide, das Neurilemm ist weit abgelöst. Der Kernschatten ist im dunklen, dichten Plasma kaum sichtbar. Rechte Zelle (heller Typ) zeigt nach Darstellung mit Schultzes Osmium-Haematoxylin ebenfalls eine geschwärmte Kontur, die dem Neurilemm anliegt, aber viel zarter ist als das Mark der dunklen Zelle. (Markscheide oder „Grenzmembran?“) M — Markscheide, MS — Mauthnersche Scheide, kSp — künstlicher Spalt zwischen Mark und Neurilemm, H — Hüllzellkerne, BgK — Bindegewebskerne.

Formol, Schultzes Osmium-Hämatocylin, Paraffin  $8\mu$ . Vergr. ca. 1200 fach, auf  $\frac{1}{8}$  verkl.

wird und sich als Markscheide deutlich abhebt. Mit der empfindlichsten Myelin-Darstellungsmethode erweisen sich beim Kätzchen im Gg. vestibulare beinahe alle Nervenzellen als markhaltig (s. hierzu Abb. 8).

Hier erhebt sich die Frage, ob nicht die Markscheide der Ganglienzelle eine lipoidhaltige Grenzmembran ist, die in wechselnder Dicke allen Ganglienzellen zukommt, es also nur eine Frage der Methode ist, ob man sie zu Gesicht bekommt oder nicht. Hiermit nähere ich mich der Anschauung von Göthlin (1913) und Holmgren, die das Gleiche für alle Nervenfasern annehmen. Ich bin nicht erst durch die hiermit beschriebenen Präparate von *Felis domestica* auf diesen Gedanken gekommen, sondern schon Osmium-Cochenille-Präparate erweckten diesen Verdacht, jedoch

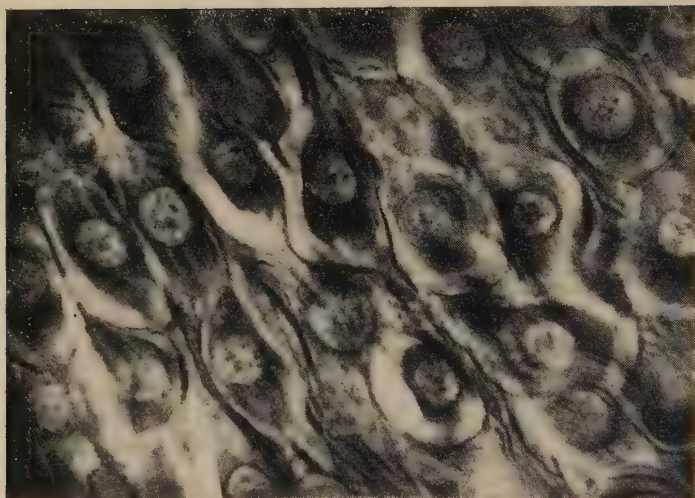


Abb. 9. *Felis domestica*, Gruppe markhaltiger Zellen aus dem Ganglion spirale der erwachsenen Katze. Herrmannsche Flüssigkeit. Präparat von Prof. Sobotta.  
Leitz „Panphot“ 1/12 Öl, Okular 6 ×, Auszug 32 cm (935 fach, auf  $\frac{4}{5}$  verkl.)

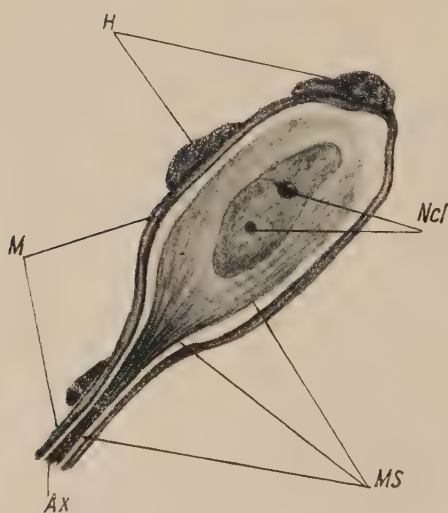


Abb. 10

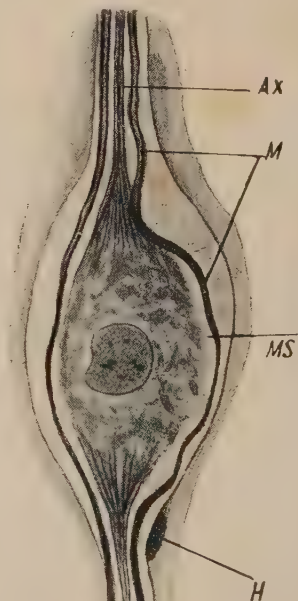


Abb. 11. *Felis domestica*, opposito-bipolare markhaltige Ganglienzellen aus dem Ganglion spirale, die den Übergang des Achsenzylinders in das Endoplasma, sowie die Mauthnersche Scheide an Zelle und Neuriten zeigen.

M — Marscheide, MS — Mauthnersche Scheide, Ax — Achsenzylinder, H — Hüllkerne,  
Ncl — Nucleoli.

Formol, Schultzes Osmium-Hämatoxylin, 8  $\mu$ , Paraffinschnitt. Vergr. ca. 1200 fach



Tabelle 6

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. VIII von *Felis domestica*,  
♀ Neugeb. (errechnete Durchschnittswerte)

Zelltyp	Zellgröße Länge    Breite		Ø Kern	Ø Ncl.	Markdicke	Zahl der Hüllzellen	Kleinste Zelle	Größte Zelle
Ggl. spirale markl. und markh.	21	13	9	1,5	unter 1 $\mu$	2	18:12	22,5:15
Ggl. vestib. dunkle Zellen	27	17	9,5	3	1 $\mu$ u. mehr	2—3	25,5:15	28,5:18
Ggl. vestib. helle Zellen	26	20	10,5	3	unter 1 $\mu$	4	25,5:21	27:19,5

Prozentuelle Zusammensetzung:

Ggl. vestibulare:      dunkle Zellen: 635 = 71,5%  
                                  helle Zellen: 254 = 28,5%  
                                  889 = 100,0%

Ggl. spirale:              mit Mark: 353 = 39,7%  
                                  ohne Mark: 535 = 60,3%  
                                  888 = 100,0%

konnten auch beste Präparate die typische marginale Schwärzung nicht bei 100% der Zellen zeigen, dies vermag anscheinend nur die bessere Osmium-Hämatoxylin-Methode. Selbstverständlich ist dies noch ein weites Feld, das zu bearbeiten noch offen steht. Es erwächst die Aufgabe, alle Nervenzellen nach dieser Methode und der von mir bisher noch nicht angewandten Polarisations-Mikroskopie zu untersuchen.

Bei den geschilderten Zellen ist die maximale Markdicke 1  $\mu$ . Pigment und osmierbare Körperchen waren nicht nachzuweisen, auch nicht im Ggl. spirale, dessen Zellen etwas kleiner sind und nur zu 39,7% eine Markscheide besitzen. Dieses abweichende Verhalten vom Meerschweinchen ist sicherlich durch das junge Material bedingt, in Einzelschnitten der Sammlung Sobotta<sup>1</sup> vom

<sup>1</sup> Im Besitze der Sammlung des Anat. Inst. Mainz.

erwachsenen Tier, die mit Herrmanns Osmium-Platinchlorid-Eisessig behandelt waren, liegt der Prozentsatz höher. Leider war hier eine statistische Auswertung nicht möglich, da keine Serien vorliegen. Da allerdings der Reifungsmodus der markhaltigen Ganglienzellen nicht bekannt ist, verdient auch dieser Punkt Beachtung für gesonderte Erörterungen.

Betreffs der Amphizyten schließe ich mich den Münzerschen Befunden an, oft ist einer der Kerne polständig gelegen.

#### c) Ungulata: Bos taurus

Von Ungulaten liegen meines Wissens bisher keine Berichte über markhaltige Ganglienzellen vor, weshalb ich das Ggl. vestibulare und semilunare des Rindes untersuchte. In beiden Ganglien konnten in mit Flemmings Gemisch geschwärzten Präparaten markhaltige Ganglienzellen nachgewiesen werden.

Da außerdem die Darstellung des Myeloaxostroma nach Kaplan (s. techn. Vorbemerkungen) vorgenommen wurde, wolle man mir hierzu einige Vorbemerkungen gestatten.

Straehuber (1901) gelang der Nachweis einer eigenartigen, sich nach Chrombeizung mit Anilinblau intensiv färbenden Substanz, die nicht mit den Neurofibrillen identisch ist, aber trotzdem in allen Nervenfasern, markhaltigen wie marklosen, vorkommt, den Ganglienzellen aber fehlt. Die Substanz wurde als Bestandteil des Axoplasmas identifiziert und ist, wie schon betont, allen Nervenfasern eigen.

Wohl durch dieses Ergebnis angeregt, entwickelte Kaplan (1902) unter Moeli und Nissl eine ähnliche Methode, die nun — ich erwähnte sie schon im technischen Teil — ganz verblüffende Ergebnisse brachte: Mit Anthracenblau-Eisengallustinte färbte sich der Achsenzylinder nur der markhaltigen Fasern intensiv stahlblau, desgleichen die Kittsubstanz der Markscheiden in Gestalt einer äußeren Kittlinie und dazwischen wie Fischgräten die Eiweißfüllung der Schmidt-Lantermannschen Einkerbungen und die Begrenzung der Ranvierschen Einschnürungen auf Längs- und Querschnitten. Marklose Fasern, Ganglienzellen, sowie marklose Anfangs- und Endstrecken der markhaltigen Fasern, ferner noch nicht markreife und auch degenerierte markhaltige Fasern geben diese Reaktion nicht. (Einzelheiten wolle man im Original nachlesen, ferner s. dazu C. Becker [1901].)

Bielschowsky (c 1928) äußert sich dahingehend, daß Kaplan auf Grund subtilster Färbungen und deren Vergleich

untereinander zu dem Ergebnis kam, daß im Verlauf der markhaltigen Partie des Achsenzylinders eine besondere Substanz existiere, die mit dem Myelin in „topographischer, qualitativer, histologischer und genetischer Beziehung eine Einheit bilde“ und es „Myeloaxostroma“ nennt. Bei pathologischen Entmarkungsprozessen verschwindet diese Substanz mit dem Myelin, sonst könne man sie an chromiertem Material leicht mit Anthracenblau-Eisengallustinte nachweisen.

Weder Kaplan noch Bielschowsky konnten entscheiden, ob es sich hierbei nur um eine Modifikation des Axoplasma oder ein chemisch generell verschiedenes handelt.

Stöhr jr. (1928) bemerkt dazu: „Im übrigen könnte eine gewisse Verschiedenheit in der Anordnung des Neuroplasmas zwischen markhaltigen und marklosen Fasern bestehen, worauf Bielschowsky hingewiesen hat. Doch scheint mir ein derartiger Gedanke einstweilen nicht genügend begründet.“

Von der Überlegung ausgehend, daß diese Reaktion auf den erwähnten Farbstoff nur dem „myelophoren“ Neuroplasma zukommt, erhoffte ich mir bei Anwendung an markhaltigen Zellen bei positivem Ausfall damit den Beweis, daß erstens die Färbung wirklich die fragliche Substanz darstellt und zweitens die mit Osmium an den fraglichen Zellen schwärzbare Kontur wirklich Myelin ist. Der negative Ausfall hätte zur Folge gehabt, daß die Angaben Kaplans und aller Autoren über markhaltige Zellen (einschließlich meine Befunde) der Überprüfung bedurft hätten.

Das Aussehen des negativen Ausfalls war mir klar: Die Zelle mußte mit Kaplans Worten „entweder fast gar keine oder bei geringer Differenzierung nur eine opakmatte, nach außen abklingende Tingierung zeigen“. Wie ein positiver Ausfall aussehen würde, konnte ich nicht ahnen.

Der Erfolg der Färbung ist überraschend. Die marklosen Zellen sind bis auf die Nucleoli ungefärbt, bei Nachfärbung mit Säurefuchsin haben sie ein leicht rosa getöntes Plasma (Abb. 12).

Dagegen sind die markhaltigen Zellen tief schwarzblau, der Kern ist oft nicht erkennbar, da er vom dichten Plasma überschattet wird. Lediglich der dünne ektoplasmatISChe Saum bleibt hell, bei manchen Zellen sieht man, daß zwischen ihm und dem Endoplasma eine dünne, scharf begrenzte, stahlblau gefärbte Trennungslinie besteht (Abb. 12 und 13). An achsengerecht geschnittenen Zellen, die einen der beiden Polkegel zeigen, sieht man, daß

der Achsenzylinder, der ebenfalls dunkel stahlblau gefärbt ist, direkt mit dem Endoplasma zusammenhängt (Abb. 13). Bei dicken Achsenzylindern ist zwischen diesem und der inneren Kittlinie des Marks ein heller Streifen zu sehen, das „Axolemm“. An einigen Zellen konnte ich dessen Übergang in einen dünnen, hellen Streifen beobachten, der Endoplasma und innere Kittlinie des Markes (innere Ektoplasmagrenze) trennt (Abb. 12, 13). Außerdem zeigte sich an einigen Zellen ein dünner, scharf begrenzter Saum, der dem

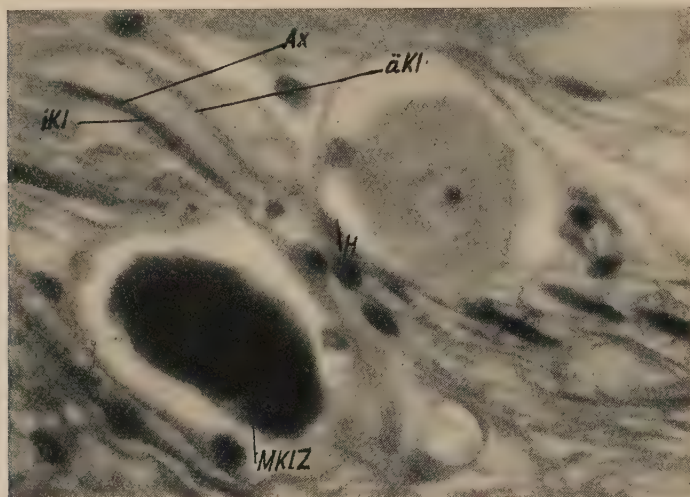


Abb. 12. *Bos taurus*, zwei Nervenzellen aus dem Ganglion vestibulare. Die linke, dunkle Zelle ist Kaplanpositiv, im Präparat also dunkelstahlblau bis auf den schmalen ektoplasmatischen Saum. Die rechte Kaplannegative Zelle zeigt, daß nur der Nucleolus mit dem Farbstoff reagiert hat. Ax — Kaplanpositiver Achsenzylinder. äKl — äußere Markscheiden-Kittlinie, iKl — innere Kittlinie der Markscheide, nur stellenweise sichtbar, MklZ — Markscheidenkittlinie der Zelle, H — Hüllzellenkerne.

Formol, Weigerts Markscheidenbeize, Methylbenzoat-Celloidin-Paraffin, Schnittdicke 8  $\mu$ . Anthracenblau-Eisengallustinte nach Kaplan. Gegenfärbung mit Fuchsin-S.

Leitz „Panphot“ 1/12 Öl, Okular 6  $\times$ , Auszug 32 cm (935 fach, auf  $\frac{1}{5}$  verkl.)

Hüllplasmodium unmittelbar anliegt (äußere Kittlinie des Markes, Abb. 13). Der Übergang dieser Linie in die äußere Kittlinie des Markes des Neuriten wurde beobachtet.

Die blaue Färbung des Endoplasmas löst sich bei Betrachtung mit der Ölimmersion in kleine Granula auf. Der selten sichtbare Kern ist völlig gefärbt, also ganz anders, als der der marklosen Zellen (Abb. 13). An den Fasern sah ich die Verhältnisse so, wie sie Kaplan beschrieb. Gefärbt sind Achsenzylinder, Schmidt-Lantermannsche Einkerbungen und die äußere Kittlinie des



Markes, die an den Ranvierschen Einschnürungen mit dem Axostroma verbunden ist (s. Abb.!). Das Mark selbst ist ungefärbt, bei kräftiger Säure-Fuchsin-Färbung kann man das Neurokeratin-Netzwerk sehen.

Zwei Dinge konnten an den Fasern beobachtet werden, die Kaplan wohl nicht gesehen hat. Bei dicken Fasern ist das Axolemm sichtbar, so daß eine innere Kittlinie des Myelostroma vom Axostroma abgegrenzt werden kann. Zweitens konnte, ebenfalls an dicken Fasern, beobachtet werden, daß zwischen den Kittlinien,

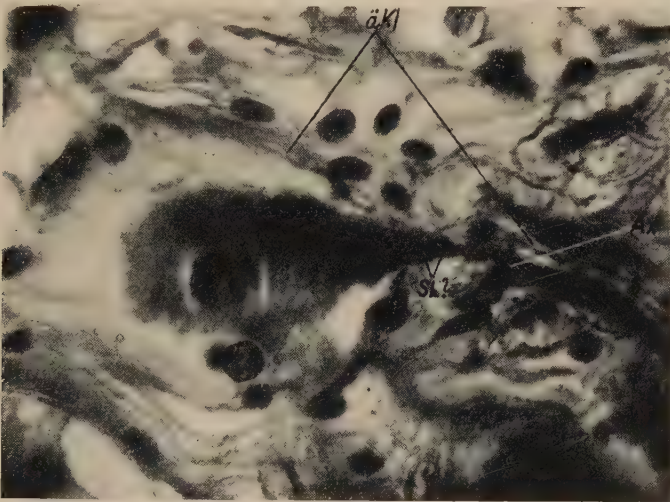


Abb. 13. *Bos taurus*, Kaplanpositive Zelle mit sichtbarem peripheren Fortsatz aus dem Ganglion vestibulare. Die Zelle zeigt ausnahmsweise den Kern, der durch einen schmalen Saum gegen das Endoplasma abgesetzt erscheint.

Ax — Achsenzylinder des peripheren Neuriten, äkl — äußere Markscheidenkittlinie mit sichtbarem Übergang in die dem Hüllplasmodium innen anliegende äußere Markscheidenkittlinie der Zelle.

SL? — Schmidt-Lantermannsche Einkerbungen auf dem Polkegel?

Technik und Vergrößerungsmaßstab wie Abb. 12

welche die Ranvierschen Schnürringe begrenzen, ein mit Fuchsin rot färbbarer zarter Saum liegt, der zum Plasma des Neurilemms gehören dürfte, er reicht bis an den Achsenzylinder heran.

Der Chemismus der Kaplanschen Färbung ist ebensowenig bekannt, wie die chemische Natur der Substanz, die sie darstellt. Da aber in einem geringen Prozentsatz von Kaplannegativen Zellen das Pigment blau gefärbt ist, muß daran gedacht werden, daß die Färbung in irgend einer Beziehung zum Lipochrom stehen könnte. Dies wäre kein Widerspruch zu der Feststellung, daß die

positiven Zellen die markhaltigen sind, denn immer wieder zeigte sich, daß die „dunklen Zellen“ bei Darstellung mit Chrom-Osmium-Gemischen eine deutliche Markscheide besitzen. Es ist wahrscheinlich, daß der Lipoidgehalt der bipolar-dineuritischen Nervenzellen der Dicke der Markscheide direkt proportional ist. (Dieser Punkt verdient, noch eingehend mit cytochemischen Methoden untersucht zu werden.)

Tabelle 7

Nachstehend in tabellarischer Übersicht die zahlenmäßigen Ergebnisse

Zelltyp	Zellzahl	%	Durchschnitts- zellgröße	Ø Kern	Ø Ncl.	Hüllzellen
Kaplanpositive Zellen	438	52,3	48,5:35,5	9	—	4
Zellen mit Kaplan- positiv. Pigment	64	7,6	wie Kaplannegativ			
Kaplannegative Zellen	340	40,1	82,5 Ø 37,5:27 33 Ø	15 10,5 11,5	7,5 4,5 3,0	18 Typ I 2 „ II <sup>1</sup> 3 „ III
Summe d. ausgez. Zellen	842	100,0				

#### d) Primates: Homo sapiens

##### I. Ganglion vestibulare:

Über dieses Ganglion liegt nur der Befund von Münzer vor, der die Nervenzellen an Sudan III- und Spielmeier-Präparaten untersuchte, wobei er keine markhaltigen Zellen fand. Bei der Nachuntersuchung mit Weigerts Markscheidenfärbung und an Osmium-Präparaten fand er vereinzelte Zellen, die „eine streckenweise vorhandene, braun-schwarz gefärbte, scharf begrenzte Schicht von der Stärke der Markscheide“ zeigten. Wegen ihrer Lage zwischen Randzellkernen und Nervenzellplasma macht er es wahrscheinlich, daß es sich um eine Markscheide handeln könnte.

Ich habe nun an Paraffin-Serienschnitten von 15  $\mu$  durch fünf menschliche Ganglien, die mit den verschiedenen Osmium-Methoden behandelt worden waren, eindeutig festgestellt, daß es sich hierbei um eine Markscheide handelt. Sie ist allerdings sehr dünn.

Alle Zellen des Ganglions haben im wesentlichen eine Größe, die, wie bei der Katze, nur geringe Unterschiede aufweist.

<sup>1</sup> Bei Typ II Kaplannegativ oft mehrere Nucleoli.

Die marklosen Zellen sind hell und wenig geschrumpft, kugelige bis ovoide Formen sind die hauptsächlichsten Vertreter dieser Gruppe. Bei diesen Zellen scheint das meist am peripheren Pol liegende, in der Form eines Parabolspiegels mit der Öffnung zum Kern angeordnete Pigment in jüngeren Lebensjahren aufzutreten, als dies bei den markhaltigen Zellen der Fall ist. Beim Neugeborenen sind die marklosen Zellen ebenfalls auffällig hell und feinstens granuliert, zwischen den Granula liegen winzige Vakuolen.

Die teilweise markhaltigen Zellen sind in den Präparaten, die mit der empfindlichsten Methode gewonnen wurden, in ihrem Prozentanteil am seltensten. Daraus ist wohl zu schließen, daß es an sich keine teilweise markhaltigen Zellen gibt, sondern daß es sich bei unvollständiger Darstellung der zarten Markscheide um lokales Versagen der Methode oder um Artefakte (Xylol?) handeln muß, freilich sind hierzu weitere Untersuchungen notwendig. Die teilweise myelinisierten Zellen sind den markhaltigen morphologisch am ähnlichsten, nur beim Neugeborenen stehen sie in bezug auf Gehalt an Granula und Vakuolen deutlich zwischen marklosen und markhaltigen Zellen und stellen dort möglicherweise die Übergangsform dar. Die markhaltigen Zellen zeigen, wenn einer oder beide Fortsätze ein Stück weit verfolgt werden können, ganz eindeutig, daß die Myelinscheide des Fortsatzes zur Zelle hin auf einer Strecke von 50–60  $\mu$  immer dünner wird, am Pol aber nicht aufhört, sondern sich auf die Zelle fortsetzt, am jenseitigen Pol auf den zweiten Fortsatz übergeht und allmählich wieder dicker wird. Dieses Phaenomen konnte nur bei menschlichen Präparaten beobachtet werden, am deutlichsten bei Chromosmiumsäure-Behandlung. An den Polstellen war niemals ein Ranvierscher Schnürring zu finden (Abb. 14). Seltener scheint die Verdünnung direkt am Pol zu erfolgen, und eigentlich habe ich bisher nur eine einzige Zelle gesehen, bei der das Mark nicht dünner wurde.

Die Markscheide liegt meist dem geschrumpften Plasma an, bei den besten Präparaten läßt sich deutlich zwischen ihr und dem Plasma die Mauthner'sche Scheide wahrnehmen; umgeben wird die Zelle von einem weiten Spalt, der Myelin und Hüllplasmodium trennt. Bei den Chromosmium-Präparaten ist der Achsenzylinder schwach rot mitgefärbt, so daß der Übergang von Mauthner'scher Scheide der Faser (Axolemma) in die der Zelle auch beim Menschen einwandfrei beobachtet werden konnte.

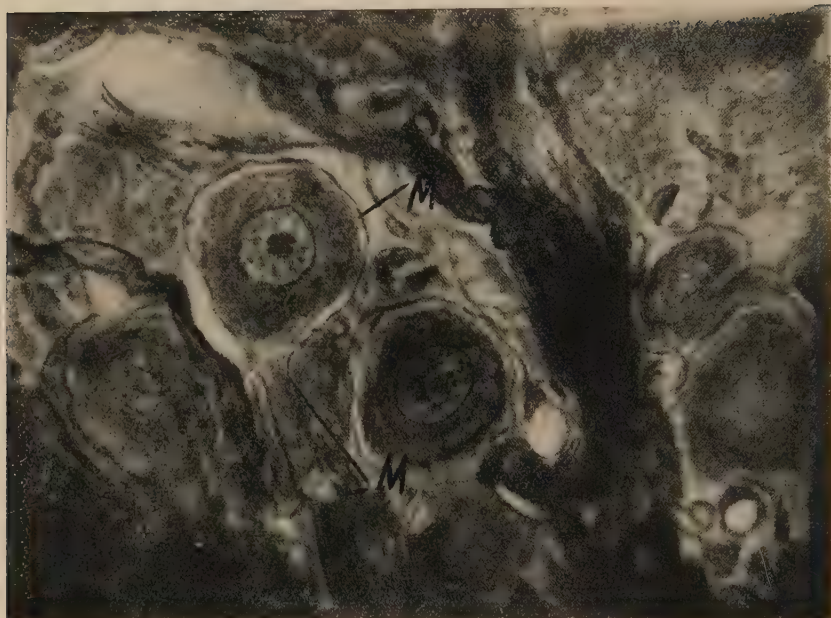


Abb. 14. *Homo sapiens*, zwei markhaltige Zellen aus dem Ganglion vestibulare. Die linke Zelle zeigt die Dickenabnahme der Markscheide gegen die Zelle hin (38-jähr. Mann).

Formol, Osmiumtetroxyd 2%, Kaliumbichromat-Alaun-Cochennille, Paraffin-Schnitt 15  $\mu$ .

Leitz „Panphot“, 1/12 Öl, Okular 6 $\times$ , Auszug 32 cm (935 fach)

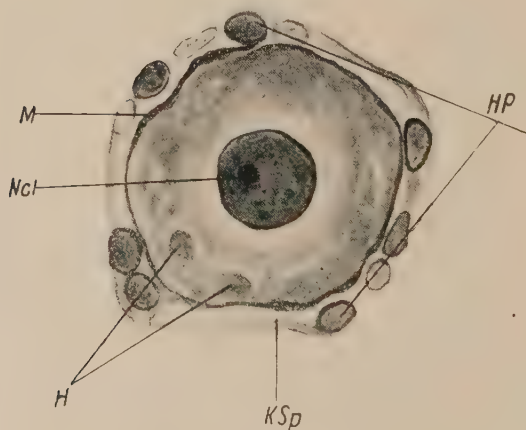


Abb. 15



Über den weiteren Aufbau der markhaltigen Zelle beim Säuger berichtete ich ausführlich bei der Katze, so daß ich mich hier nicht zu wiederholen brauche. Auch beim Menschen handelt es sich um deutlich opposito-bipolar-dineuritische Zellen, die meist länglich oder eiförmig gebaut sind.

Die Kerne sind meist etwas länglich, ihr größerer Durchmesser schwankt zwischen  $7.5$  und  $15\mu$ , der des Nucleolus zwischen  $1.5$  und  $4.5\mu$ . Die Nucleolen zeigen oft die schon beim Sperling be-



Abb. 17. Homo sapiens, Ganglienzelle mit kleinem Markrest aus dem gleichen Ganglion wie Abb. 15/16

Abb. 16. Homo sapiens, markhaltige Zellen aus dem Ganglion vestibulare eines 38-jähr. Mannes. Formol, Osmiumtetroxyd 2%, Kaliumbichromat-Alaun-Cochenille, Paraffin-Schnitt  $15\mu$ . Vergr. ca. 1200 fach. Ncl — Nucleoli, M — Markscheide, H — Hüllzellkerne, Hp — Hüllplasmodium. kSp — künstlicher Spalt zwischen Hüllplasmodium und Mark, S — Schwanscher Kern, BgK — Bindegewebskerne

schriebene zentrale Aufhellung. Unter allen gemessenen und gezählten Zellen befanden sich nur zwei Ganglienzellen, die zwei Kerne aufwiesen. Die eine stammte aus dem Vestibularis-Ganglion einer Greisin, die andere von einem achtzehnjährigen jungen Mädchen. Letztere Zelle hatte einen Durchmesser von  $33\mu$ , der eine Kern war  $12\mu$  (Nucleolus  $4.5\mu$  mit Nucleolus), der andere  $9\mu$  (mit  $1.5\mu$  Durchmesser des Nucleolus) groß.

Beim Neugeborenen ist in allen markhaltigen Zellen feinkörnige osmierbare Substanz im Protoplasma verteilt, bei Individuen mittleren Alters enthalten die markhaltigen Zellen kaum je Pigment.

Tabelle 8

Homo Sapiens, Ggl. vestibular

Material				Markhaltig							
Individuum	Osmiert, Methode	Nach- färbung	Stabilisie- rung der Osm. Sub- stanz	Zell- größe		Kern	Ncl.	Zahl der Hüllkerne	Kleinste beobachtete Zelle	Größte	Zell- zahl
				Länge	Breite						
♀ Neonata	Chromsäure- Osmiumtetroxyd 2 % aa nach Formol-Fix.	Kalium- bichromat Alaun- Cochenille	Gesätt. Lsg. v. Natrium- sulfid in 70 % Alk.	43,0	26,0	10,0	3,5	8	33,0:30,0	52,5:30,0	507 60
♀ 18 jhr.	Chromsäure 2 % Osmiumtetr. 2 % aa nach Formol-Fix.	„	Gesätt. Lsg. v. Natrium- sulfid in 70 % Alk.	42,0	32,5	11,0	3,1	6	21,0:16,5	60,0:42,0	422 41
♂ 38 jhr.	Wässr. Lsg. von Osmiumtetroxyd 2 % nach Formol-Fix.	„	Ein „kleines Kristall“ v. Natriumsulf. in 70% Alk. (Heidenhain)	48,6	39,6	12,6	4,0	9	36,0:16,5	78,0:43,5	257 31
♂ 42 jhr.	Wässr. Lsg. von Osmiumtetroxyd 1 % nach Formol-Fix.	„	—	37,5	30,5	12,5	4,5	7	30,0:30,0	42,0:29,5	197 21
♀ 78 jhr.	Wässr. Lsg. von Osmiumtetroxyd 0,5 % nach Formol-Fix.	„	Gesätt. Lsg. v. Natrium- sulfid in 70 % Alk.	43,0	26,0	10,0	3,5	8	31,0:30,0	52,5:39,0	287 31

Die Masse aller Zellen hat annähernd Durchschnittsgröße, nur wenige Zellen des Ganglion des höheren Säugers wesentlich größer.

was ein weiteres Unterscheidungsmerkmal gegenüber den marklosen ist. Bei einer Greisin dagegen waren auch die markhaltigen pigmentiert, sogar die Polkegel waren mit Pigment angefüllt.

Völlig abweichend von meinen Voruntersuchungen sah ich die Hüllzellverhältnisse. Münzer (1931) hatte schon gezeigt, daß die meisten Untersucher die Zahl der Hüllzellen falsch angegeben haben: Während Schultze (1868) u. a. ihre Anwesenheit abstreiten, Kolmer (1927) u. a. nur eine zählen, gab Münzer fünf an. Dieser Frage wurde besondere Beachtung geschenkt und beobachtet, daß zwischen einer und 19 Hüllzellen vorkommen und sicherlich bei sehr großen Zellen noch mehr, man müßte sich allerdings die Mühe einer Modell-Rekonstruktion machen. Dieses von Münzer abweichende Ergebnis wäre dadurch zu erklären, daß 15  $\mu$  dicke Schnitte untersucht wurden, während Münzer nur

(Übersicht in  $\mu$ , errechneter Durchschnitt)

Teilweise markhaltig										marklos									
Zellgröße		Kern	Ncl.	Zahl der Hüllkerne	Kleinste	Größte	Gezählte Zellzahl	%		Zellgröße	Kern	Ncl.	Zahl der Hüllkerne	Kleinste	Größte	Gezählte Zellzahl	%		Insgesamt ausgezählte Zellen
Länge	Breite				beobachtete Zelle	beobachtete Zelle				Länge	Breite			beobachtete Zelle	beobachtete Zelle				
39,0	27,0	10,5	2,8	7	31,5:22,5	45,0:30,0	91	10,8		39,5	24,0	10,0	3,0	8	36,0:25,5	42,0:22,5	246	29,2	844
42,0	35,0	13,0	3,6	7	33,0:30,0	45,0:39,0	92	10,8		36,0	33,0	12,0	3,2	8	24,0:22,5	45,0:37,5	337	39,6	851
48,0	41,0	12,8	4,3	10	37,5:37,0	60,0:51,0	174	21,4		47,0	41,0	12,1	3,3	9	37,5:37,5	66,0:52,5	382	47,0	813
32,0	27,0	12,0	3,7	7	22,5:22,5	42,0:30,0	89	10,5		29,0	29,0	12,0	3,7	7	20,0:20,0	37,5:37,5	510	66,1	844
39,0	27,0	10,5	2,8	7	30,0:22,5	45,0:33,0	47	5,6		39,5	24,0	10,0	3,0	8	31,5:28,5	51,0:37,5	503	60,0	837
																			4189

sind jeweils extrem groß oder klein. Hierin unterscheidet sich das Acusticus von dem des niederen Vertebraten.

4  $\mu$  dicke Schnitte untersuchte. Der gleiche Reichtum an Hüllzellen konnte an Präparaten der Sammlung Sobotta<sup>1</sup> beobachtet werden. Die Unterscheidung zwischen Hüllzell- und Bindegewebs-Kernen ist praktisch immer möglich.

## II. Ganglion spirale cochleae:

Über die markhaltigen Zellen dieses Ganglions liegen Befunde von Kolmer (1927) und Münzer (1931) vor, die beide einwandfrei markhaltige Zellen nachwiesen. Keiner von beiden gibt aber Zahlen an. Über Lage, Form und Größe der Zellen liegen gründliche Untersuchungen von Dorothy Wolff (1936) vor, allerdings erwähnt die Arbeit mit keinem Wort die Markhaltigkeit.

<sup>1</sup> Jetzt im Besitz des Anat. Inst. Mainz.

Ich selbst untersuchte menschliche Ganglien vom Erwachsenen und Neugeborenen und stellte dabei fest, daß alle Zählungen an entkalktem Material ungenau sind, besonders auffällig ist dies bei Verwendung verschiedenster Methoden. Es wurden Präparate von Sobotta<sup>1</sup>, die nach Herrmann angefertigt waren, sowie eigene Präparate nach der Katzschen Methode untersucht (Abb. 18). Dabei ließ sich feststellen, daß auch beim Menschen die größte

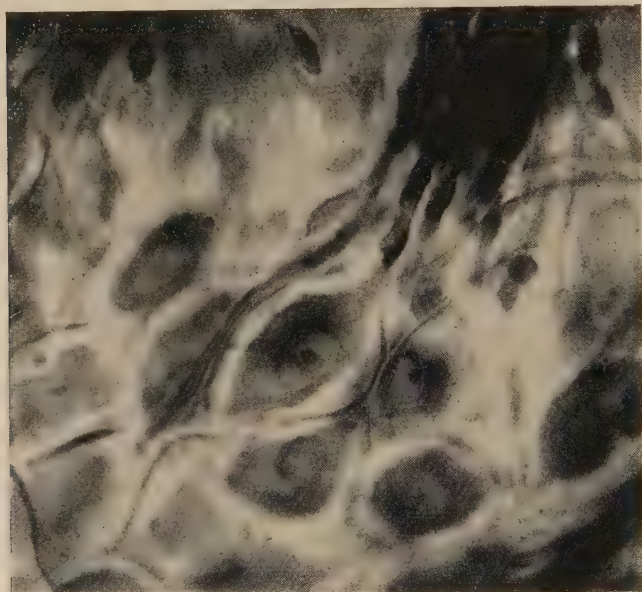


Abb. 18. *Homo sapiens*, markhaltige Zellen aus dem Ganglion spirale cochleae (Mann, 38 Jahre alt). Formol, Katzsesches Gemisch, Glycerin-Celloidin, Entkalkung im Block mit Chromsäure-Salpetersäure, Plasma-Nachfärbung mit Hämalaun-Azophloxin, Schnittdicke 25  $\mu$ . (Zellen durch Entkalkung schwer geschädigt).

Leitz „Panphot“ 1/12 Öl, Okular 6 $\times$ , Auszug 32 cm (935 fach)

Zahl der Zellen mit einer Myelinscheide versehen ist. An einer von mir nach dem Chromsäure-Osmiumtetroxyd-Verfahren behandelten Cochlea eines perforierten Neugeborenen, die ohne weitere Entkalkung geschnitten wurde, fanden sich folgende Werte, die mir einigermaßen zuverlässig erscheinen:

Markhaltige Zellen	440 = 52,4%
Zellen mit teilweise erhaltenem Mark	63 = 7,5%
Marklose Zellen	335 = 40,1%
	<hr/> 838 = 100,0%

<sup>1</sup> Im Besitz des Anat. Inst. Mainz.



Die Zellen hatten eine Durchschnittsgröße von  $18:14\mu$ . Bei den Hüllzellverhältnissen decken sich die Befunde mit denen Münzers, der bis zu drei Randzellkerne an einer Nervenzelle beschrieb.

### III. Ganglion semilunare:

Das Vorkommen markhaltiger Zellen im Ganglion des Trigemini wurde in der bisherigen Literatur nur bei Fischen und in vereinzelter Zahl beim Frosch beschrieben. Ich kann meine Befunde bei den Sauropsiden und *Bos taurus* durch solche vom Menschen ergänzen. Untersucht wurden Paraffin-Serienschnitte von  $15\mu$  durch vier verschiedenen Ganglien, die z. T. mit Flemmings starkem Gemisch, z. T. mit Chrom-Osmiumsäure 2% ää imprägniert wurden.

Während die Hauptmasse durch typische Spinalganglienzellen gestellt wird, bei denen bei einer großen Anzahl der Fortsatz mehrfach um die Zelle gewunden ist (Glomerulus), findet sich eine geringe Zahl von Zellen, die mehr ovoid gebaut und markhaltig sind. Einige von ihnen zeigten beide Fortsätze, ob aber alle diese Zellen opposito-bipolar sind, vermag ich ohne weitere Studien (Silberreduktions-Methoden) nicht zu entscheiden, nach meinen bisherigen Erfahrungen darf ich aber Bipolarität erwarten. Daß solche bipolare Zellen in den menschlichen Hirnnerven-Ganglien vorkommen, hat schon Cajal beschrieben.

Die nachstehende Tabelle bringt die Ergebnisse in gedrängter Form zusammengestellt.

### IV. Ganglion geniculi:

Befunde über markhaltige Zellen im Ggl. geniculi des Menschen sind mir in der bisherigen Literatur genau so wenig bekannt, wie im Ggl. semilunare.

Meine Untersuchungen über das menschliche Facialis-Ganglion, die sich auf zwei Exemplare beschränken, ergaben einwandfrei das Vorkommen markhaltiger, bipolarer Zellen, obgleich die Osmierung nur mit Flemmings Gemisch vorgenommen wurde.

Während die Hauptmasse der Neuren seit Key und Retzius als typische Spinalganglienzellen vom pseudo-unipolaren Typ bekannt sind, die einen durchschnittlichen Durchmesser von  $41\mu$ , einen mittleren Kerndurchmesser von  $14,5\mu$  und einen durchschnittlich  $3\mu$  messenden Nucleolus haben, liegen am Rande des

Tabelle 9

Zellgrößenübersicht in  $\mu$  für Ggl. semilunare, *Homo sapiens*  
(errechnete Durchschnittswerte)

Zelltyp	Zellgröße		$\emptyset$ Kern	$\emptyset$ Ncl.	Mark- dicke	Zahl der Hüll- zellen	Kleinste Zelle	Größte Zelle
	Länge	Breite						
Markh. groß	61	39	12,5	3,6	unter 1	14	48,5: 20	75: 48
Markh. mittel- groß	36,5	31,5	10,0	3,4	unter 1	7	28 $\emptyset$	45: 37,5
Markh. klein (meist rund)	20	20	9,0	1,5	unter 1	2	15 $\emptyset$	22,5 $\emptyset$
Marklos (meist rund)	50	46	14,0	3,0	—	12	25,5: 19	67,5: 60

Individuum	Osmium- Methode	Nach- färbung	Na <sub>2</sub> S-Stabi- lisation	markhaltig		teilw. markh.		marklos		Summe
				Zell- zahl	%	Zell- zahl	%	Zell- zahl	%	
♀ 78 jhr. Flemming		Kalium- bichro- mat-	Gesätt.	130	13,1	34	3,5	825	83,4	989
♂ 38 jhr. Flemming		Alaun- Coche- nille	Wenig	39	4,4	150	17,1	688	78,5	877
♂ 42 jhr. Chroms.- Osmium			Gesätt.	103	12,0	79	9,3	680	78,7	852
♀ 18 jhr. Chroms.- Osmium			Gesätt.	128	15,1	63	7,4	658	77,5	849

Ganglions, unweit des Abgangs des N. petrosus superficialis major, einige bipolare markhaltige Zellen, die im Verhältnis zu den ersteren sehr klein sind. Ihre absolute Größe liegt bei  $21:14,5 \mu$ , der Kern ist mit  $10 \mu$  Durchmesser relativ groß. Eigenartig ist der meist recht große ( $1,5-2 \mu$ ) Nucleolus, der eng an die Kernmembran gepreßt und aus einzelnen Vakuolen aufgebaut scheint. Die Fortsätze haben ein Kaliber von  $3-4,5 \mu$  und sind dünnmarkig.

Während die typischen Zellen des Ganglions durchschnittlich an die acht Hüllkerne aufweisen, kann ich über deren Anzahl bei den markhaltigen keine Angaben machen.

Der prozentuale Anteil am gesamten Ganglion ist so gering, daß eine Angabe von Zahlen nicht möglich ist.

## E. Auswertung

### I. Zur Lage der Markscheide

Bei allen untersuchten Präparaten fand ich übereinstimmend die Markhülle der Ganglienzelle im Ektoplasma liegend. An der Richtigkeit dieser Vorstellung kann wohl nicht gezweifelt werden, da sich stets folgende Beobachtungen machen ließen.

Die bei der Präparation niemals ausbleibende Schrumpfung des Protoplasmas der Ganglienzelle hat eine Ablösung desselben von der dicken Markhülle der Zelle zur Folge, in jedem Präparat findet man aber auch Zellen, bei denen sich eine dünne Myelinscheide als wellige Umrandung dem Plasma anlegte und sich deutlich vom Hüllplasmodium gelöst hat. Bei den höchsten Vertebraten überwiegt der letzte Modus. Außerdem ist stets an den Polstellen deutlich erkennbar, daß die Markhülle der Zelle mit der Myelinscheide der Fortsätze direkt zusammenhängt.

Diese Anschauung wurde erstmalig von Alagna (1909) vertreten, entgegen M. Schultze (1871), Ranvier (1880), Kolmer (1907) und Nemiloff (1908). Münzer (1934) schloß sich der Anschauung von Alagna auf Grund eigener Befunde an.

Zur gegensätzlichen Anschauung der älteren Autoren wäre folgendes zu sagen:

1. Ranvier (1880)<sup>1</sup> und Holmgren (1899) glaubten auf Grund der an ihren Präparaten gemachten Beobachtung, daß die Markscheide der Zelle an den Polstellen von der der Fortsätze getrennt zu sein schien, was aber zweifellos auf unzulängliche Fixierung zurückzuführen ist, die markhaltige Nervenzelle sei ein Schwannsches Segment und die beiden polständigen Unterbrechungen seien Ranviersche Schnürringe. Diese Anschauung war damals theoretisch nicht unbegründet. Ranvier war die ektodermale Abkunft der Schwannschen Zellen noch nicht bekannt.

Diese wurde vielmehr erst von Alfred Kohn (1905) für die Schwannschen Zellen der peripheren Nervenfasern bewiesen, in einer weiteren Arbeit (1907) dehnt er die Beweisführung auch auf die Randzellen peripherer Ganglien aus. Vor ihm hatten schon Balfour (1877), Dohrn (1891), Beard (1892) an die Möglichkeit einer ektodermalen Genese gedacht, O. Schultze (1897)

<sup>1</sup> In der deutschen Fassung (1888) heißt es aber: „Die markhaltige Zelle nimmt die Mitte eines Schwannschen Segments ein.“ (Was auch richtig ist. Der Verf.)

hatte ektodermale und mesodermale Entstehung angenommen, die gleichberechtigt nebeneinander vorkommen sollten. Auch Held hatte sich (1902) schon mit dem Gedanken an die ektodermale Genese befaßt, später griff er den Gedankengang (1909) für sehr eingehende Erörterungen wieder auf. Auch Nageotte (1905), Harrison (1906 und 1924), Froriep (1907) und Alzheimer (1910) befaßten sich eingehend mit diesem Problem. Daher konnte es sich Ranvier (1880) noch erlauben, den folgenden Vergleich aufzustellen: „Die Schwannsche Scheidenzelle enthält das Myelin ebenso, wie die Fettzelle die Fettkugel.“ War dies vielleicht 1880 möglich, so ist es jedoch unverständlich, daß Moellendorff (1943) dieses Zitat wortwörtlich abdruckt, ohne darauf hinzuweisen, daß der Vergleich hinkt.

Ranvier stand nun aber auch auf dem Standpunkt, daß die Schwannsche Zelle das Myelin produziert (1878). Diese Ansicht wurde in der Folgezeit von den meisten Autoren vertreten: Hans Schultze (1878), Boveri (1885), Vignal (1889), Beard (1892), Fürst (1896) vor Aufklärung der ektodermalen Genese der Schwannschen Zellen. Boveri glaubte, daß das Neurilemm sich an den Schnürringen auf die Innenseite des Myelins umschlage. Nach allgemeiner Anerkennung der medullären Abkunft bekannten sich zur Myelogenese aus Glia oder Schwannschen Zellen: Held (1909), Bielschowsky (1910 und 1926), Doinikow (1911), der auch versuchte, dies exakt zu beweisen, Heringa (1920), Jacob (1927), Alexander (1928), Sokolansky (1930), Rogalski (1933), Plenck (1934), Petersen (1935), Moellendorff (1943), Niessing (1944) und Kornmüller (1947). Wenn die Markscheide zwischen zwei Ranvierschen Schnürringen ein Produkt der „zugehörigen“ Schwannschen Scheidenzelle ist, so war es naheliegend, daß die älteren Autoren nun schlossen, daß auch die Markscheide an der Ganglienzelle ein Produkt der Hüllzellen ist und dann zwangsläufig diesen zuzuordnen wäre.

Aus dieser Erörterung ist aber wohl auch ersichtlich, daß viele neuere Autoren alte Ansichten nicht aus Überzeugung vertreten, sondern mitschleppen.

2. Der zweite Grund dürfte die auch von mir in den meisten Fällen gesehene Schrumpfung des Plasmas innerhalb der Markscheide gewesen sein. Da nun unter den älteren Autoren die Annahme vorherrschte, zwischen den „Kapselendothelien“ und der



Zelle bestünde ein kapillärer Spalt, der durch Schrumpfung besonders gut sichtbar werde, war es nur zu naheliegend, die Markscheide an die Außenseite dieses Spaltes zu verlegen.

In diesem Zusammenhang möchte ich darauf hinweisen, daß die Frage der Hüllzellen einer gründlichen Klärung durch Münzer (1931) bedurfte, da über sie die Meinungen stark auseinandergingen, bei den Zellen des menschlichen Ggl. vestibulare irrte auch Münzer, so daß ich auf eigene Befunde hinweisen möchte.

Kohn (1905) hat auf Grund seiner Untersuchungen die Satellitenzellen den Schwannschen Zellen als genetisch eng verwandte Elemente aufgefaßt, nachdem schon v. Lenhossek (1897) die Vermutung ausgesprochen hatte, die Mantelzellen oder Amphizyten seien wohl ektodermaler Abkunft. Schon Key und Retzius (1876) beschrieben sie, Cajal (1906) nennt sie Satellitenkörperchen. Für das vegetative System beschreibt sie Stöhr neuerlich wieder.

In den Acusticus-Ganglien wurde ihr Vorkommen wiederholt bezweifelt. M. Schultze (1859 und 1871) berichtet: „...die oben-erwähnte kernhaltige, bindegewebige Hülle derselben. An den bipolaren Ganglienzellen des Acusticus fehlt sie.“ Auch Lenhossek (1907) vermißt „diese Amphicyten in den Acusticus-Ganglien des Menschen, die ja sonst bekanntlich dem Typus ‚Spinalganglion‘ zuzuteilen sind“. Wegen weiterer Literatur, die in diesem Zusammenhang nicht direkt interessiert, muß ich auf Münzer (1931) verweisen.

3. Einen dritten Grund für die Zuteilung der Myelinscheide zur Kapsel findet man in den Arbeiten Nemiloffs. Er glaubte bei seinen Untersuchungen gefunden zu haben, daß die Ganglienzellen mit Mark zwischen Zelle und Schwannscher Scheide noch eine dünne Lage verzweigter Zellen aufweisen. Er glaubte, daß sie nicht mit der Schwannschen Scheide zusammenhängen und eine „schwammartige, mit Myelin angefüllte Protoplasmamasse“ bilden. Er nannte sie deshalb Markscheidenzellen im Gegensatz zu den Trophocyten.

An der Beobachtung Nemiloffs ist unzweifelhaft etwas Richtiges, nämlich die noch genauer zu erwähnende Tatsache, daß ein kapillärer Spalt zwischen Hüllzellen und Neuron nicht existiert. Zweifellos beruht die Annahme, daß die Markscheide in einer besonderen Markscheidenzellschicht liege, nur auf einer Fehlbeobachtung. Keiner der Nachuntersucher konnte dieses Ergebnis be-

stätigen, auch ich habe niemals eine Schicht besonderer Zellen mit Myelin gesehen.

4. a) Die erste Begründung völlig zu widerlegen, bedarf erst noch weiterer Kenntnis über die Myelogenese. Vorerst muß ich mich damit begnügen, auf Grund eigener Beobachtung nochmals auf die u. a. von Münzer und Wittmaack (1904) schon getroffene Feststellung hinweisen, daß bei genügender Fixierung und sorgfältigster Präparation an den Polstellen stets ein kontinuierlicher Markübergang auf die Neuriten erfolgt. Die bipolare Ganglienzelle ist also niemals einem Schwannschen Segment analog. Im Sinne der von Kornmüller geäußerten Ansicht über die Stellung der nichtsynaptischen Zelle im Neuron, wenn man noch von einem solchen überhaupt reden darf, wäre eher die ältere Ansicht Schultzes (1871) die tragbarere, die besagt, die bipolare Zelle sei eine kernhaltige Erweiterung des Neuriten. Nun finde ich aber derartige Betrachtungen heute müßig. Wenn auch die Arbeit Kornmüllers (1947) zeigt, daß die moderne Physiologie geneigt ist, der Ganglienzelle größere funktionelle Zugeständnisse zu bewilligen, als dies eine allzusehr physikalisch eingestellte Epoche der Kernleitertheorie tat, so befremdet doch an seiner Arbeit angesichts der immer mehr auf einen syncytialen Zusammenhang des Nervensystems weisenden Forschung (Stöhr jr. 1948, Bauer 1948) das Haften am Schwannschen Segment als funktioneller Einheit. Sicher ist unsere Kenntnis von der markscheidenhaltigen Ganglienzelle befähigt, die Kluft zwischen zwei Anschauungen zu überbrücken, da hier Zelle und Fortsätze mit gemeinsamer Markhülle als gemeinsame funktionelle Einheit zusammenhängen. Sicherlich ist das doch wohl näherliegend, als die morphologischen Tatsachen nicht Rechnung tragende Betrachtungsweise der „geketteten Funktion“ von Ganglienzellen hier und Schwannschen Segmenten dort.

b) Gegen die zweite Begründung spricht in erster Linie die Beobachtung, daß sich nicht selten die Markscheide in Falten und dem geschrumpften Plasma anlegt. Des weiteren beobachtete Holmgren, daß die Randzellen, die er deshalb Trophozyten nennt, mit Plasmafortsätzen in das Cytoplasma der Ganglienzellen eintauchen, also ein Spalt intravital nicht existiert. Diese enge Verbindung zum Zwecke der Fremdernährung leuchtet ohne weiteres ein, wenn man sich die Organisationshöhe der Nervenzelle vor Augen führt. Manche neuere Autoren sprechen ja. ins-

besondere Stöhr jr. beim vegetativen System von Hüllplasmodium und fassen den Komplex Nervenzelle-Hüllzellen als Syncytium auf. Auch Kornmüller fordert ein solches auf Grund theoretischer Erwägungen.

Mir scheint der Grund für das verschiedene Verhalten der Markscheiden bei der Schrumpfung ein anderer zu sein. Schon Flemming und Erik Mueller (1891) wiesen darauf hin, daß das randständige Protoplasma eine andere Struktur hat als das in der Nähe des Ganglienzellkerns. Heute ist diese Anschauung Allgemeingut geworden, spricht man doch direkt vom Ektoplasma als dem äußersten Teil des ganglionären Cytoplasmas.

Nach Mueller findet man „in der Peripherie der Zelle eine mehr oder weniger breite Zone von hellerem Aussehen als im zentralen Teil, welches Verhältnis durch eine lockere Textur des Protoplasmas und einen minderen Reichtum an Körnern und Fäden als im inneren Teil der Zelle bedingt ist“. Diese Anschauung deckt sich — wenigstens zum Teil — mit der von Heidenhain (1911), der in seiner bekannten schematischen Abbildung des Fibrillenverlaufs in den Spinalganglienzellen die Fibrillen in das Zentrum verlegt, und auch bei Original-Abbildungen von Spinalganglienzellen die Peripherie heller und fibrillenfrie darstellt. Auch andere Autoren taten das. Da die markhaltigen Zellen nur im Vergleich mit den markhaltigen Fasern betrachtet werden können, muß ich noch auf die Vorstellung über deren Bau eingehen, die nicht einheitlich ist. Und zwar ist hier auch die Markscheide am häufigsten der Stein des Anstoßes. Über den fibrillären Bau des Achsenzylinders dürfte durch neue elektronenmikroskopische Forschungen bald Klarheit kommen. Hiernach soll der zentrale Teil des Achsenzylinders aus submikroskopischen Neurotubuli und einer Kittsubstanz bestehen, was sich mit der bisherigen Anschauung vom Axoplasma decken würde (Waldeyer, Bethe). Nun wird aber bis in die neueste Zeit eine besondere Hülle des Achsenzylinders beschrieben, die auf Mauthner (1860) zurückgeht und deshalb nach ihm Mauthnersche Scheide genannt wird. Schiefferdecker (1887) bezeichnete sie auch als Achsenzylinderrinde, am gebräuchlichsten ist aber wohl „Axolemma“. Bargmann (1948) spricht von einer Cytoplasmahaut. Die Anschauung Boveris (1885) habe ich an anderer Stelle schon erwähnt: Er glaubte, daß sein „inneres Neurilemm“ das an den Ranvier'schen Schnürringen auf die Innenseite des Markes umgeschlagene

Neurilemm sei. Während Cajal offenläßt, ob es sich um ein Artefakt oder ein „nutritives Protoplasma“ handelt, sprechen sich Koelliker und Stöhr jr. für einen artefiziellen Spalt infolge Schrumpfung des Achsenzylinders aus. Hatte ich mich nach meinen Studien an Osmium-Präparaten noch nicht völlig zu dieser Meinung bekennen können, so habe ich doch aus meinen Befunden an den nach Kaplan gefärbten den Eindruck gewonnen, daß es sich um ein Kunstprodukt handeln muß. Die Tatsache, daß hier das Axolemm ein heller Spalt innerhalb einer einheitlich färbaren Substanz ist, brachte mich dazu, hier die Grenze zwischen „Myelo-“ und „Axostroma“ zu suchen.

Andererseits habe ich immer wieder in meinen Befunden betont, daß die „hellen Zellen“, die meist kein Mark zeigen, so schrumpfen, daß sich nur das Ektoplasma etwas verdünnt (siehe Katze!), oft aber gar nichts von Schrumpfung zu bemerken ist. Die Zellen haben typische Unterteilung in Endo- und Ektoplasma, wobei die Massenverteilung so ist, daß der Durchmesser der inneren (Endoplasma-)Sphäre etwa dem Radius der ganzen Zelle entspricht (es gibt aber auch ektoplasma-ärmere Zellen, besonders die großkernigen). Die „dunklen Zellen“, die stets völlig oder teilweise von Mark überkleidet sind, haben eine sehr schmale, helle Außenzone, die das Mark enthält, an der Grenze zwischen Endo- und Ektoplasma liegt die Mauthnersche Scheide. Da dieselbe nun im Anthracenblau-Eisengallus-Präparat auch auftritt (und zwar als Spalt zwischen völlig gleichartig dargestellter Substanz), muß angenommen werden, daß es sich hier um ein Artefakt handelt, das sicherlich nichts anderes ist, als die Verdünnung bzw. sogar Abrißzone zwischen Ekto- und Endoplasma, wobei eine völlig ungleiche Massenverteilung zutage tritt: Ein geringer Bruchteil des Zellvolumens ist ektoplasmatischer, hellerer (lipoidärmerer?) Natur.

Aus den Erwägungen, die sich auf Grund dieser färberischen Differenziertheit anstellen lassen, ergibt sich zwangsläufig folgender Schluß, der natürlich nur für die markhaltigen Zellen gilt:

Der Achsenzylinder schrumpft anders als die im peripheren Plasma des Neuriten gelegene Markscheide, deshalb tritt als Spalt das „Axolemm“ auf. Der Achsenzylinder hat aber weitgehend die gleiche Beschaffenheit wie das ganglionäre Endoplasma: Fibrillen, Dichte und gleiche Reaktivität mit Anthracenblau-Eisengallus.

Andererseits ist gleiches Verhalten für Markscheide und Endo-



plasma der Zelle zu beobachten. Durch verschiedengradige Schrumpfung bildet sich ein Spalt aus: Die Mauthnersche Scheide.

„Mithin ergibt sich also weitestgehende Gleichheit von markhaltigem Ektoplasma der Zelle und Markscheide des Neuriten.

Womit denn die alte Ansicht Max Schultzes, wonach der phylogenetisch älteren markhaltigen Ganglienzelle die Rolle einer kernhaltigen Erweiterung der Nervenfasern zukommt, bewiesen wäre. (Was nicht in meinem Plan lag, aber sich als Tatsache einmal dartun mußte.)

Ebenso wie Wittmack (1904), Münzer (1931) konnte auch ich in vorliegender Arbeit an markhaltigen Nervenzellen das jeder Markscheide eigene Neurokeratingerüst nachweisen. Stöhr (1928) u. a. fassen es als Artefakt auf. Da die Elektronen-Mikroskopie nun aber endgültig nachweisen konnte, daß das Myelin parakrystallinisch in feinsten Schichtungen abwechselnd aus Eiweiß und Lipoiden aufgebaut ist, kann kaum daran gezweifelt werden, daß die Verklumpung der submikroskopischen Eiweiß-Struktur bei der Fixation das lichtmikroskopisch sichtbare Neurokeratin hervorzaubert.

Das Neurokeratin wird innen und außen von den beiden Kitt-hülsen des Myelostromas begrenzt, wird also im Querschnitt zwischen zwei Ringen eingerahmt, der innere von beiden umschließt gleichzeitig den Achsenzylinder. Es ist daher anzunehmen, daß dem Axoplasma außer der Differenzierung in zentrales (Axostroma) und zirkumferentes (Myelostroma) eine weitere Unterscheidung des letzteren in Kittsubstanz (mit Anthracenblau färbbar) und Neurokeratin zukommt, wovon das letztere nicht mit Anthracenblau darstellbar ist und offenbar nur schwer zur Schrumpfung gebracht werden kann. (Ähnliche Folgerungen zog übrigens schon Kaplan!)

Da nun also feststeht, daß das Endoplasma der markhaltigen Zelle (gleich dem Axostroma) stärker schrumpft, als das Ektoplasma (Myelostroma), ist es leicht vorstellbar, daß die zarte Markscheide der Zelle mitschrumpft und sich in Falten um das Endoplasma legt. Nur besonders dicke Markscheiden werden analog dem dicken Mark der Faser auf Grund ihrer eigenen mechanischen Festigkeit ihre Form wahren: Es kommt zur völligen Zerreißung der Zelle an Ekto-Endoplasmagrenze (Mauthnersche Scheide), die Markscheide nimmt den ungefähren intravitalen Platz ein: Eng

am Hüllplasmodium und von diesem nur durch die äußere Kittlinie getrennt, genau wie das Mark der Faser.

Die Markscheide liegt also sowohl im Neuriten, als auch in der markhaltigen Ganglienzelle im Ektoplasma und nicht, wie Moellendorff (1943), Niessing (1944) und Kornmüller (1947) noch immer behaupten, im Neurilemm. Dabei befinde ich mich im Einklang mit der Ansicht Elzes (1932), Schaffers (1933), Patzelts (1946), und von Rauber-Kopsch (1947) und Bargmann (1948), die das Mark vom Neurilemm einhüllen lassen, nicht aber in die Schwannschen Zellen selbst verlegen.

Als weitere Beweise für die Zugehörigkeit der Markscheide zum Neuriten wären das Schicksal bei der Degeneration und die postmortalen Veränderungen heranzuziehen. Während bei der Degeneration das Mark zerfällt, antwortet das Neurilemm mit einer Kernvermehrung. Bei den kadaverösen Veränderungen zersetzt sich das Mark und auch der Achsenzylinder, die Schwannschen Kerne behalten ihre Färbbarkeit viel längere Zeit bei.

## II. Zur Funktion der Ranvierschen Schnürringe und Schmidt-Lantermannschen Einkerbungen

Über die Funktion dieser Gebilde gehen die Meinungen in der Literatur erheblich auseinander. Die meisten Autoren sprechen sich aber dahingehend aus, daß es sich hierbei um Eintrittspforten für die Nährstoffe der markhaltigen Faser handelt.

Ich habe dem Vorkommen dieser Gebilde an den markhaltigen Zellen meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und dabei übereinstimmend mit Münzer gefunden, daß an den Polstellen kein Ranvierscher Schnürring zu sehen ist. Auch Schmidt-Lantermannsche Einkerbungen waren bisher, auch an Präparaten, die nach Kaplan gefärbt wurden, nicht sichtbar, allenfalls könnten gewisse feine, fischgrätenähnliche blaue Zacken an den Polkegeln als Inzisuren zu deuten sein, die aber viel zu selten sichtbar sind, als daß ihnen schon jetzt eine Analogie zugestanden werden könnte.

Wenn die Schnürringe der Ernährung der Faser dienen, ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum die Zellen, die sicherlich einen größeren Stoffwechsel haben als die Fasern, keine besitzen. Diese Überlegung zwingt mir Zweifel an der Richtigkeit der bisherigen Ansicht auf. Auch Stöhr (1928) zweifelt auf Grund der Tatsache, daß sich die Theorie der ernährenden Funktion der Ranvier-

schen Einschnürungen auf Grund der „mit dem launischen Silber“ dargestellten Ranvierschen Kreuze aufbaut, an der herkömmlichen Auffassung. Zu den Schmidt-Lantermannschen Einkerbungen möchte ich mir kein Urteil erlauben, da ihr Vorkommen an den markhaltigen Zellen nicht ausgeschlossen werden konnte, sie scheinen aber mehr Zerfallsprodukte der Markscheide als physiologische Bildungen zu sein.

### III. Die myelogenetischen Theorien in Beziehung zu den markhaltigen Nervenzellen

Nach diesen Betrachtungen über das Myelin möchte ich mich zum Schluß über dessen immer noch ungeklärte Entstehung äußern.

Holmgrens Entdeckung der weitgehenden Symbiose zwischen Trophozyten und Ganglienzelle wird von neueren Untersuchern, besonders Stöhr jr., auch für den Sympaticus beschrieben. Diese Tatsache zeigt sich auch bei den Fortsätzen der Zellen: Beim reifen Organismus ist eine Grenze zwischen Schwannschen Zellen und Neuroplasma der peripheren Nervenfasern nur färberisch zu finden.

Würde man nun bei der Annahme verbleiben, daß die von vielen Autoren vertretene Hypothese der Markbildung durch die Schwannschen Zellen zu Recht bestünde, so müßten die Ganglienzellen mit reichlich Hüllzellen alle dicke Markscheiden haben. Aber das ist doch nicht der Fall. Im Gegenteil, wie Münzer gezeigt hat und auch ich wieder beobachten konnte, besitzen gerade die Zellen mit dem dicksten Mark (niedere Vertebraten) nur wenige Satelliten. So würde denn vom theoretischen Standpunkt aus gefordert werden müssen, daß zur Myelogenie nur wenige, bestimmte Hüllzellen befähigt wären. Mir ist aber außer der umstrittenen Ansicht Nemiloffs keine Beobachtung bekannt, die eine Unterteilung der Hüllzellen in markbildungsfähige und reine Trophozyten rechtfertigen könnte, auch Moellendorffs (1943) bekannte Ansicht vom markhaltigen und marklosen Neurilemm ist durch nichts bewiesen, auf den vorhergehenden Seiten konnte ich gerade das Gegenteil aufzeigen.

Weitere Zweifel an der Hypothese der Markbildung durch die Hüllzellen zwangen sich mir dadurch auf, daß die zentralen markhaltigen Nervenfasern keine Schwannschen Scheiden haben, denn schließlich ist das von Cajal (1909) mit der Ehrlichschen vitalen Methylenblau-Methode nachgewiesene glöse Grenzhäutchen

der zentralen markhaltigen Fasern nicht ohne weiteres dem peripheren Neurilemm gleichzusetzen.

Nun ist die alte Anschauung Ranviers (1878) von der peripheren Markbildung durch die Schwannschen Zellen gepaart mit der Vorstellung, daß die zentralen Nervenfasern ihr Mark von der Glia erhalten, was ebenfalls nur schwer vorstellbar ist, da z. B. auf einem Querschnitt durch den Fasciculus opticus des Menschen das Zahlenverhältnis zwischen den dünnen markhaltigen Fasern und den vorhandenen Gliazellen stets so ist, daß in einem Primärbündel wenige Gliazellen auf eine Unmenge Fasern kommen. Und obgleich die Vorstellung noch durch nichts bewiesen ist, hat sie sich bis heute hartnäckig in der Literatur gehalten. (Möglich war diese Vorstellung erst durch die von Held getroffene Gleichsetzung der Glia mit den Schwannschen Zellen, die er auf Grund seiner histogenetischen, nicht aber myelogenetischen Untersuchungen traf [1909].)

Einleuchtender scheint die von Spatz, Patzelt und anderen vertretene Anschauung zu sein, daß das Myelin vom Neuroplasma in Verbindung mit der Glia bzw. den Schwannschen Zellen gebildet wird, wobei sicherlich dem Hilfgewebe nur untergeordnete Bedeutung zukommt wie Bereitstellung der Stoffwechsel-Grundprodukte bzw. deren Verarbeitung.

Ich möchte mich allen jenen Autoren mit meiner Meinung anschließen, die das Myelin für ein Produkt des Achsenzyinders bzw. des Neuroplasmas halten. Es sind dies: Key und Retzius (1876), Westphal (1894), Lenhossek (1895), Gurwitsch (1900), Cajal (1909), Heidenhain (1911), Münzer (1931), Elze (1932) und Patzelt (1946).

Von der Kenntnis ausgehend, daß für einen großen Teil der Nervenfasern (z. B. auch für den von mir besonders untersuchten N. statoacusticus) die Trennung in zentral und peripher doch nur ein topographisches Hilfsmittel und ursächlich unbedeutend ist, erscheint mir diese Vorstellung in sich am widerspruchlosesten. Wenn Münzer sich auf Sigmund Mayer (1881) beruft und mit ihm annimmt, daß die Fähigkeit zur Markbildung eine Eigenschaft des Neuroplasmas allgemein ist, das an Ort und Stelle ohne primäres Zutun der Hilfszellen das Mark abscheidet, so kann ich ihnen beipflichten.

Einmal spricht dafür die schon lange auf Grund polarisations-optischer und röntgen-physikalischer Untersuchungen errechnete



und nun elektronenmikroskopisch bewiesene Feinstruktur des Myelins, die das submikroskopische Bild des Neurokeratingerüsts mit den eingelagerten Lipoidteilchen aufdeckte. Schon auf den vorhergehenden Seiten konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß das Neurokeratin in seiner intravitalen Struktur ein spezifisch strukturierter Anteil des Ektoplasmas ist.

Das Vorkommen von Myelin in einer weit größeren Verbreitung, als allgemein bekannt war, nämlich in einer großen Anzahl von Ganglienzellen, spricht weiterhin dafür. Auf derselben Linie bewegt sich die von Göthlin und Holmgren gemachte Entdeckung, daß auch die früher für völlig marklos gehaltenen Fasern des Olfactorius und Sympathicus auch kleine Mengen von Myelin enthalten. Das bedeutet doch wohl, daß die Markbildungsfähigkeit dem Neuroplasma ganz allgemein zukommt.

Ich möchte aber darauf hinweisen, daß zur Erreichung der Markbildungsfähigkeit sicherlich eine spezifische Umlagerung in der chemischen Struktur des Neuroplasmas nötig ist; daß das myelophore Neuroplasma dem Neuroplasma schlechthin unterschiedlich ist, zeigt die Anthracenblau-Methode Kaplans in ihrer Anwendung auf die markhaltigen Ganglienzellen.

Diese Anschauungen stehen im schroffen Gegensatz zur dritten mir bekannten Theorie der Markscheidenentstehung von Boll (1873) und Wlassak (1898), die wohl die unwahrscheinlichste ist. Die „Theorie der exogenen Genese des Myelins“ verlegt die Bildung ins Blut, aus dem das Mark dann sekundär auf mir unvorstellbare Art um die Nervenfasern herum abgelagert werden soll. Sicherlich hat auch das Blut bei der Markscheidenentstehung seine Rolle als Transportorgan zu erfüllen, aber eine direkte Beteiligung ist abzulehnen. Daher hat die Anschauung wohl nie viele Anhänger gehabt.

Vielleicht werden weitere Untersuchungen, besonders experimenteller Art, an markhaltigen Ganglienzellen mit ihren besonders gut zu übersehenden Mark- und Hüllenverhältnissen es ermöglichen, uns der Klärung dieses fundamentalen Problems näherzubringen.

## F. Ergebnisse der Untersuchungen

1. Die markhaltigen Ganglienzellen kommen, wie schon Münzer (1931) zeigen konnte, in der ganzen Wirbeltierreihe vor, ihre Verbreitung ist noch umfassender, als die bisherige Literatur an-

nimmt. Sie kommen nicht nur in den Ggl. stato-acustica der bisher untersuchten Tiere und im Ggl. spirale des Menschen vor, sondern auch im menschlichen Ggl. vestibulare, wie mit hochempfindlichen Osmium-Methoden nachgewiesen wurde. Mit solchen Methoden gelang ihr Nachweis auch im Ggl. jugulare des Karpfens, sowie im Ggl. semilunare von Eidechse, Sperling, Rind und Mensch, jedoch in wesentlich geringerer Zahl als in den Ggl. des N. VIII, in noch geringerem Prozentsatz finden sie sich im tierischen und menschlichen Ggl. geniculi.

2. Alle Ganglienzellen, bei denen der Nachweis einer Markscheide gelang und die Fortsätze im Präparat sichtbar waren, erwiesen sich als *opposito-bipolar-dineuritisch*, gehören also zu den nicht synaptischen Zellen.

3. Zum Unterschied von marklosen Zellen ist ihre endoplasmatische Masse wesentlich größer als die ektoplasmatistische. Das Endoplasma ist lipoidreicher als das markloser Ganglienzellen, weshalb sie als „dunkle Zellen“ in Chrom-Osmium-Präparaten erscheinen.

4. Die chemische Resistenz gegenüber Fixationsmitteln (plasmatische Stabilität) scheint bei markhaltigen Zellen geringer zu sein, als bei marklosen, weshalb sie bei der Präparation — offenbar durch Auslaugung — stärker schrumpfen.

5. Da an den Polstellen der untersuchten Zellen keine Ranvierschen Schnürringe beobachtet werden konnten, kann die Meinung älterer Autoren, wonach die markhaltigen Zellen Schwannschen Segmenten analog sein sollen, nicht mehr geteilt werden.

6. Die markhaltigen Ganglienzellen färben sich mit Anthracenblau-Eisengallus-Tinte tiefblau im Gegensatz zu den marklosen, die bei Fuchsin-Nachfärbung schwach rosa erscheinen. Erstere sind also als *Kaplan* positiv anzusprechen wie die Achsenzylinder der markhaltigen Fasern auf der markhaltigen Wegstrecke. Bei der *Kaplan*-Reaktion bleibt der diesen Zellen eigene schmale ektoplasmatistische Saum ungefärbt bzw. färbt sich rötlich (Neurokeratin). Dieser Saum ist an günstig geschnittenen Zellen von einer inneren und äußeren blauen Linie begrenzt, die in die Kittlinien des Markes der Fasern übergehen. Es erscheint daher naheliegend, anzunehmen, daß die alte Ansicht *Max Schultzes* zutrifft, wonach die markhaltigen Ganglienzellen kerntragende Erweiterungen der Nervenfasern sein sollen. Ferner ist wahrscheinlich, daß Endoplasma der markhaltigen Zellen und markhaltigen Achsenzylinder

ähnliche, vielleicht gleiche, plasmatische Struktur aufweisen, das-selbe darf andererseits für das marktragende Ektoplasma von Zelle und Fortsätzen angenommen werden.

7. An achsengerecht geschnittenen Zellen, bei deren Fortsätzen außer dem Mark auch der Achsenzylinder gefärbt ist, läßt sich beobachten, daß sich die Mauthnersche Scheide (Axolemm) auch auf die Zelle fortsetzt. Sie bildet hier die Endo-Ektoplasma-grenze. Da sie sich bei wechselnder Markdicke verschieden verhält, darf als sicher angenommen werden, daß es sich bei der Mauthnerschen Scheide sowohl der Zelle als auch der Fasern um ein Artefakt handelt, welches durch verschiedenartige Schrumpfung von Ekto- und Endoplasma entsteht, und gewissermaßen beider Abrißzone darstellt.

8. Aus einer noch nicht völlig übersehbaren Abhängigkeit von Lipoid- und Myelinreichtum, sowie der topographischen Zugehörigkeit des Myelins zum neuronalen Ektoplasma ist wahrscheinlich, daß das myelophore Plasma auch das myelogene ist, d. h. das Myelin wäre als eine Bildung des Neuroplasmas anzusprechen.

9. Gegenüber älteren Anschauungen wird an 15–20  $\mu$  dicken Serienschnitten durch das menschliche Ganglion vestibulare nachgewiesen, daß die Zahl der Hüllzellen hier nicht wie früher angenommen ein bis zwei, sondern bis zu neunzehn beträgt. Die Zahl der Hüllzellen scheint dem Myelinreichtum umgekehrt proportional zu sein, bei den markarmen Zellen höherer Säuger außerdem direkt proportional der Ganglienzellgröße.

## Die markhaltigen Ganglienzellen und ihre Beziehungen zu den myelogenetischen Theorien

### Zusammenfassung

In der Wirbeltierreihe und beim Menschen kommen markhaltige Ganglienzellen vor. Es handelt sich um bipolare Elemente, bei denen sich die Markscheide der Fasern auf das Ektoplasma des Zellkörpers fortsetzt. Durch den Myeliningehalt sind charakteristische cytologische Merkmale bedingt, so z. B. eine veränderte Ekto-Endoplasma-Relation gegenüber marklosen Elementen, sowie ein besonders hoher Lipoidgehalt des Endoplasmas, so daß diese Elemente als „kernhaltige Erweiterungen des Achsen-

zylinders“ gelten können. Die sich aus den Untersuchungen ergebenden Konsequenzen für die z. Z. bestehenden myelogenetischen Theorien werden diskutiert.

### Миэлиновые ганглиозные клетки

#### Краткое содержание

В ряду позвоночных и у человека встречаются миэлиновые ганглиозные клетки. Речь идет о биполярных элементах, у которых миэлиновая оболочка волокон переходит на эктоплазму клеточного тела. Содержанием миэлина обусловлены характерные цитологические признаки, напр. измененное, по сравнению с безмиэлиновыми элементами, отношение эктоплазмы к эндоплазме, а также особенно высокий процент липоидов в эндоплазме, так что эти элементы могут считаться «ядросодержащими расширениями аксонов». Обсуждаются выводы из этих данных относительно принятых миэлогенетических теорий.

### On Myelinated Ganglion Cells

#### Summary

In vertebrates and in man the incidence of myelinated cells is observed. The question is of bipolar elements, in which the myelin sheath of the fibres passes onto the ectoplasm of the cell, by which the latter develops characteristic cytologic properties, such as a different ectoplasma: endoplasma relation, as compared to elements lacking myelin, and a particularly high contents of the endoplasma in lipids, so that these elements may be regarded as "nuclear enlargements of the axons". The results of these investigations, as applied to the ruling myelogenetic theories, are discussed.

### Les cellules ganglionnaires myélinisées

#### Résumé

Dans l'ordre des vertébrés et chez l'homme on rencontre des cellules ganglionnaires myélinisées. Il s'agit là d'éléments bipolaires, chez lesquels la gaine de myéline des fibres s'étend sur l'ectoplasme du corps cellulaire. Le taux de myéline conditionne des caractéristiques cytologiques, par ex. une modification de la relation endo-



plasme/ectoplasme par rapport à des éléments non-myélinisés, ainsi qu'un taux de lipides spécialement élevé de l'endoplasme, de sorte que ces éléments peuvent passer pour «dilatations nucléées du cylindre-axe». L'auteur discute les conclusions résultant de ces études pour les théories myélogénétiques actuelles.

### Schrifttum

Es werden nur die Arbeiten angeführt, die mit dem Stoff enger zusammenhängen. (Abgeschlossen am 31. X. 1949.)

Ałagna, G.: Beitrag zur normalen und pathologischen Histologie der Ganglien des Acusticus. *Z. Ohrenheilk.* **59**, 347 (1909). — Alexander, Leo: Die kernfreie Zone an der Eintrittsstelle der Kopfnerven in das Gehirn bei Wirbeltierembryonen. *J. Psychol. u. Neur.* **36**, 389 und 405 (1928). — Alzheimer: Beiträge zur Kenntnis der pathologischen Neuroglia. *Nissl-Alzheimers hist. u. histopath. Arb.*, Bd. 4, H. 4 (1910). — Apathy: Nach welcher Richtung soll die Nervenlehre reformiert werden? *Biol. Zbl.* **9**, 527 (1889/90). — Balfour, F. M.: The Development of Elasmobranch Fishes. *J. of Anat.* Vol. 11 (1877). — Bargmann: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. Bd. I. Thieme, Stuttgart, S. 185 (1948). — Bauer, K. F.: Über die zwischenzellige Organisation des Nervengewebes. *Z. Anat. u. Entw.-gesch.* **114**, H. 1/2, 53 (1948). — Beard, J.: The histogenesis of nerve. *Anat. Anz.*, Jg. 7, S. 290 (1892). — Becker, C.: Eine neue elektive Achsenzylinderfärbung. *Vhdlg. d. Ges. dtsch. Naturforscher und Ärzte*, 73. Vhlg., Hamburg, 1901, II. Teil, Med. Abt., S. 269. — Bidder, F. H.: Zur Lehre von dem Verhältnis der Ganglienkörper zu den Nervenfasern. Breitkopf & Härtel, Leipzig (1847). — Bielschowsky: Allgemeine Histologie und Histopathologie des Nervensystems. *Lewandowskys Handb. d. Neurol.*, Bd. 1 (1910). — Ders.: Zentrale Nervenfasern. *Moellendorffs Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen*, Bd. IV/1, S. 101 (1926). — Ders.: Morphologie der Ganglienzelle. *Moellendorffs Handb.* IV/1, S. 96 (1928). — Boll, Fr.: Die Histologie und Histogenese der nervösen Zentralorgane. *Arch. f. Psychiatr.* **4** (1873). — Boveri, Th.: Beiträge zur Kenntnis der Nervenfasern. *Abh. Bayr. Akad. Wiss.*, Kl. II, Bd. 15, Abt. 2, S. 1 (1885). — Bucher: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen mit Berücksichtigung der Histophysiologie und mikroskopischen Diagnostik. Huber, Bern (1948). — Cajal: Histologie du système nerveux de l'Homme et des Vertébrés. Maloine, Paris (1909). — Clara, M.: Das Nervensystem des Menschen. Ein Lehrbuch für Studenten und Ärzte. Barth, Leipzig (1942). — Dohrn, A.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, **10**, Nr. 17 (1891). — Doinikow, B.: Beiträge zur Histologie und Histopathologie der peripheren Nerven. *Nissl-Alzheimers Arb.*, Bd. 4, H. 3, S. 445, 1911. — Eckert-Moebius: Die histologische Technik und normale Histologie. *Henke-Lubarsch, Handb. d. Pathol. Anat.*, Bd. XII, 1926. — Elze, C.: Allgemeine Verhältnisse des Nerven-

systems. Braus-Elze, *Anatomie d. Menschen*, Bd. 3, S. 18 u. 30, 1932. — Ders.: *Die Nerven des Innenohres* ebd., Bd. 4, S. 457 u. 469, 1940. — Frey, H.: *Handbuch der Histologie und Histochemie*. 5. Aufl., Engelmann, Leipzig 1876. — Frioriep: *Über Entwicklung und Bau des autonomen Nervensystems*. *Med. Nat. Arch.* 1 (1907). — Fürst, C. M.: *Ein Beitrag zur Kenntnis der Scheide der Nervenfasern*. *G. Schwalbes Morphol. Arb.*, Bd. 6, S. 529, (1896). — Harrison: *Neuroblast versus sheath cell in the development of peripheral nerves*. *J. comp. neur.* 37, Nr. 1 (1924). — Heidenhain: *Plasma und Zelle*. Bd. II: *Die nervöse Substanz*, Fischer, Jena 1911. — Held, H.: *Über den Bau der grauen und weißen Substanz*. *Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abtlg.* (Berl. & Leipz.) 1902, 189. — Ders.: *Die Entwicklung des Nervensystems bei den Wirbeltieren*. Barth, Leipzig 1909. — Heringa, G. C.: *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des sensiblen peripheren Nervensystems*. J. Müller, Amsterdam 1920. — Holmgren, E.: *Kurze vorläufige Mitteilungen über die Spinalganglien der Selachier und Teleostier*. *Anat. Anz.* 15, 117 (1899). — Jacob: *Normale und pathologische Histologie des Großhirns*. Bd. 1, Fr. Deuticke, Wien u. Leipzig 1927. — Kaplan, L.: *Nervenfärbungen (Neurokeratin, Markscheide, Achsenzylinder)*. *Ein Beitrag zur Kenntnis des Nervensystems*. *Arch. Psychiatr. (D.)* 35, 825 (1901). — Key und Retzius: *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes*. II. Teil, Stockholm 1876. — Koelliker: *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 5. Aufl., W. Engelmann, Leipzig 1867. — Kohn, A.: *Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems*. *Verh. anat. Ges.* 19 Erg.-H. zu *Anat. Anz.* 27, 145 (1905). — Ders.: *Über die Scheidenzellen (Randzellen) peripherer Ganglienzellen*. *Anat. Anz.* 30, 154 (1907). — Kolmer, W.: *Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Gehörorgans*. *Arch. Anat. u. Entw.gesch.* 70, 695 (1907). — *Gehörorgan*. In: Moellendorffs *Handb. d. mikrosk. Anat.*, Bd. III/1, S. 307 u. 352, 1926, dort Hinweise auf ältere Arbeiten Kolmers. — Kornmüller: *Die Elemente der nervösen Tätigkeit*. Thieme, Stuttgart 1947. — Krause, W.: *Handbuch der menschlichen Anatomie*. Bd. 1: *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*. 3. Aufl., S. 378, Hahnsche Hofbuchhhanlung, Hannover 1876. — Lenhossek: *Nervensystem*. *Z. Anat. Abt. 3, Erg. Anat.* 7, S. 178, (1897). — Ders.: *Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen*. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.gesch.* 69, 245 (1907). — Leydig: *Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa*. *Arch. Anat. usw.* 1851, 240. — Ders.: *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie*. W. Engelmann, Leipzig 1852. — Ders.: *Lehrbuch der Histologie der Menschen und Tiere*. Meidinger, Sohn & Co., Frankfurt/M. 1857. — Mauthner, L.: *Beiträge zur näheren Kenntnis der morphologischen Elemente des Nervensystems*. *S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl.* 39, 1 (1860). — Mayer, Sigm.: *Die Vorgänge der Degeneration und Regeneration im unversehrten peripherischen Nervensystem*. *Z. Heilk.* 2 (1881). — Moellendorff: *Die Nervenversorgung des Innenohres*. In: Stöhr-Moellendorff, *Lehrbuch d. Histologie*, S. 472/73, 1943. — Ders.: *Bau*

der Nervenfasern, markhaltiges und markloses Neurilemm. Ebd., 25. Aufl., S. 208/10, 1943. — Mueller, Erik: Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nord. med. Ark. (schwd.; Skand.) **23**, (1891). — Münzer, F. Th.: Über markhaltige Ganglienzellen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **24**, 286 (1931); dortselbst weitere Literaturangaben über markhaltige Ganglien und angrenzende Fragen. — Nageotte: La structure fine du système nerveux. Paris 1905. — Nemiloff, A.: Beobachtungen über die Nerven Elemente bei Ganoiden und Knochenfischen. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **72**, 1 (1908); hier zit. nach Münzer. — Ders.: Über die Beziehungen der sogenannten „Zellen der Schwannschen Scheide“ zum Myelin in den Nervenfasern der Säugetiere. Arch. mikrosk. Anat. (Berl.) **76**, 329; hier zit. nach Stöhr in Moellendorffs Handb., Bd. IV/1, S. 156 uff. — Niessing: Allgemeine Nervenlehre. In: Benninghoff, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. III, S. 4 u. 9, 1944. — Patzelt, V.: Histologie. Ein Lehrbuch für Mediziner. 2. Aufl., S. 145, Urban & Schwarzenberg, Wien 1946. — Petersen: Histologie und mikroskopische Anatomie. 6. Abschn., S. 827 u. 878, 1935. — Plenk, H.: Die Schwannsche Scheide der peripheren und zentralen markhaltigen Nervenfasern. Verh. anat. Ges. **42**, Würzburg, S. 62/63 (1934). — Ders.: Die Schwannsche Scheide der markhaltigen Nervenfasern. Z. mikrosk. Anat. **35**, H. 2, 191 (1934). — Ranvier, L.: Leçons sur l'histologie du système nerveux. F. Savy, Paris 1878. — Ders.: Traité technique d'histologie. Paris 1880; auch deutsch von Nicati-Wyss, Raviere technisches Lehrbuch der Histologie. F. C. Vogel, Leipzig 1888. — Rauber-Kopsch: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. I, 17. Aufl., S. 89, 1947. — Rogalski, T.: Das Ausreifen der Gehirnnerven bei Knochenfischen (*Salmo trutta*). Z. Anat. u. Entw.gesch. **101**, H. 3/4, 480—510 (1933). — Schaffer: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 3. Aufl., 1933. — Schiefferdecker: Beiträge zur Kenntnis des Baues der Nervenfasern. Arch. mikrosk. Anat. **30**, 435 (1887). — Schultze, Hans: Achsenzylinder und Ganglienzelle. Arch. Anat. u. Physiol. (Berl. & Leipz.), Anat. Abt. **1878**, 270. — Schultze, Max: Observations de la rétine structure penitiori. Bonn 1859. — Ders.: Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems. Strickers Handb. d. Lehre von d. Geweben d. Menschen u. d. Tiere, Bd. I, S. 126, Engelmann, Leipzig 1871. — Schultze, O.: Grundriß der Entwicklungsgeschichte. Engelmann, Leipzig 1897. — Schwalbe, G.: Lehrbuch der Neurologie. E. Besold, Erlangen 1881. — Sobotta: Lehrbuch und Atlas der Histologie. S. 128, Lehmann, München 1938. — Sokolansky, G.: Die Morphogenese der Markscheide der peripherischen Nervenfasern. Anat. Anz. **69**, 161 (1930). — Spatz, H.: Beiträge zur normalen Histologie des Rückenmarks des neugeborenen Kaninchens mit Berücksichtigung der Veränderungen während der extrauterinen Entwicklung. In: Nißl-Alzheimers hist. u. histopath. Arb., Bd. 6, S. 447, 1918. — Stöhr jr., Ph.: Die peripherische Nervenfasern. In: Moellendorffs Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, Bd. IV/1, S. 156 uff., 1928. — Ders.: Studien zur normalen und pathologischen Histologie des vegetativen Systems. Z. Anat. u. Entw.gesch. **114**, H. 1/2, 14 (1948),

an beiden Stellen weitere Literaturnachweise. — Straehuber: Eine elektive Färbung des Achsenzylinders. *Zbl. Path. Anat.* **1901**, 822. — Veratti, E.: Su alcune particolarità di struttura dei centri acustici nei mammiferi. Pavia 1900. — Vignal, W.: Développement des éléments du système nerveux cérébrospinal. Masson, Paris 1889. — Wagner, R.: Neue Untersuchungen über die Elemente der Nervensubstanz. *Neur. Unters.* **1854**. — Ders.: Sympathischer Nerv, Ganglienstruktur und Nervenendigungen. In: R. Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. III, 1. Abt., S. 360, F. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1846. — Ders.: Ebd., S. 392/93. — Wittmaack, K.: Über Markscheidendarstellung und den Nachweis von Markhüllen der Ganglienzellen im Acusticus. *Arch. Ohrenhk.* **61**, 18 (1904). — Ders.: Zur histopathologischen Untersuchung des Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung der Darstellung der Fett- und Myelinsubstanzen. *Z. Ohrenhk.* **51**, 148—161 (1906). — Wlassak, R.: Die Herkunft des Myelins. *Arch. Entw.mechan.* **6** (1898). — Wolff, Dorothy: The Ganglion spirale cochleae. *Amer. J. Anat.* **60**, H. 1, 55 (1936).



*Aus dem Anatomischen Institut der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz*  
*Direktor: Prof. Dr. med. et phil. A. Dabelow*

## Zur Frage des Vorkommens der Superfetatio

*Prof. Benninghoff zu seinem 60. Geburtstage gewidmet*

Von

**Prof. Dr. M. Watzka**

Mit 6 Textabbildungen

Die Existenz einer Superfetatio, einer Überfruchtung oder Nachempfangnis, d. h. der neuerlichen Befruchtung von Eizellen aus Ovulationen zu einer Zeit, in der bereits ein sich entwickelnder Embryo im Uterus vorhanden ist, erscheint bis heute noch unklar. Sie wird von den meisten, vor allem den anatomischen Autoren als unwahrscheinlich bezeichnet, da bisher keine sicheren Beweise für eine solche Annahme beobachtet werden konnten. Mitteilungen über die Geburt reifer Früchte, deren Geburtstermine weiter auseinanderliegen, sowie über Fälle von Zwillingsgeburten, bei denen der Entwicklungsgrad der Kinder ein sehr verschiedener ist, halten einer strengen Kritik nicht stand und können durch andere Ursachen erklärt werden.

Ich hatte in jüngster Zeit Gelegenheit, ein Paar Zwillingsoeten zu untersuchen, die in Verein mit neuesten fortpflanzungsbiologischen Erkenntnissen die Frage in einem anderen Licht erscheinen lassen. Die Überlassung des Untersuchungsmateriales verdanke ich der Aufmerksamkeit des Leiters der Städtischen Frauenklinik in Wiesbaden, Herrn Prof. Dr. Haselhorst. (Siehe Literatur.)

Aus der Vorgeschichte des Falles sei hier folgendes auszugsweise vermerkt:

28 J. alte Nullipara. Erste Menses mit 17 Jahren, bis zum 21. Lebensjahr unregelmäßig; zuweilen in Zeitabständen von 3—5 Monaten auftretend. Seit dem 21. Lebensjahr regelmäßig, etwa alle 28 Tage, von 5 Tagen Dauer. Bisher keine Gravidität. Letzte Menses etwa Mitte Oktober 1948. Mitte November stellte sich eine ganz geringe tropfen-

weise Blutung ein, Anfang Dezember Übelkeit, weswegen die Patientin am 13. Dezember den Gynäkologen mit der Frage, ob eine Schwangerschaft bestehe, aufsuchte. Eine solche konnte noch nicht mit Sicherheit festgestellt, jedoch vermutet werden. Am 2. 2. 49 trat angeblich nach schwerer körperlicher Anstrengung eine Blutung auf. Diese verstärkte sich am folgenden Tag unter Auftreten von Wehen, so daß die Patientin in die Klinik eingewiesen wurde.

Bei der vaginalen Untersuchung tastete der Gynäkologe in der Vagina einen Foetus, der bei der später vorgenommenen Messung eine Länge von 12,5 cm aufweist und bereits vor mehreren Tagen abge-



Abb. 1. Größenverhältnis der beiden Foeten und Placenten auf die Hälfte verkleinert

storben zu sein schien. Nach Entfernung desselben folgt ein eiförmiges Gebilde, welches als ein geschlossener Fruchtsack mit der darin sitzenden Placenta erkannt wird. Als dieser entfernt wurde, folgt die zu dem ersten Foetus gehörende Placenta. Da diese unvollständig schien und die Blutung fortbestand, wurde die Ausräumung mit stumpfer Curette angeschlossen, wobei sich noch kleine Placentastücke entleerten. Der geschlossene Fruchtsack enthält klares Fruchtwasser und einen frisch aussehenden Embryo von 2,1 cm Länge, der mit einer kurzen Nabelschnur mit der Placenta in Verbindung steht. Auf der Abb. 1 sind die Größenverhältnisse der beiden Foeten und Placenten deutlich zu sehen. Die genauen Maße sind:

1. Foetus: Scheitelfersenlänge 12,5 cm, Placenta 12:7 cm
2. Foetus: Scheitelsteißlänge 2,1 cm, Placenta 6,5:3 cm.

Das Alter der Foeten läßt sich nach den klinischen Daten nicht genau ermitteln. Zwar gibt die Patientin ganz unbeeinflußt und freimütig an, daß in der fraglichen Zeit nur zweimal eine Kohabitation stattgefunden hat und zwar Anfang November, etwa am 2. 11. 48 und das zweite Mal zwischen Weihnachten und Neujahr, etwa am 28. 12. 48. Die Altersbestimmung ist daher nur beiläufig möglich und ergibt ungefähr folgendes Bild:

1. Foetus 12,5 cm lang	Kohab	Abort	Alter
	etwa 2. 11. 48	3. 2. 49	94 Tg. (13 $\frac{1}{2}$ Woch.)
2. Foetus 2,1 cm lang	Kohab	Abort	Alter
	etwa 28. 12. 48	3. 2. 49	38 Tg. (5 $\frac{1}{2}$ Woch.)

Das aus den Kohabitationsdaten ermittelte ungefähre Alter stimmt somit vollkommen mit dem überein, das aus der Länge der Foeten geschlossen werden kann.

Derartig große Unterschiede in der Länge und im Entwicklungsgrad der beiden Foeten sowie der Placenta sind schwer zu erklären und legen, abgesehen von den auffallend übereinstimmenden Kohabitationen, die Annahme einer Superfetation nahe.

Um aber den Beweis einer vorliegenden Superfetation zu erbringen, müssen zuerst die möglichen Einwände ausgeschaltet werden. Eine Vortäuschung eines Altersunterschiedes durch Absterben der Frucht ca. 8 Wochen vor dem Abortus kann mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden.

Ein scheinbarer Altersunterschied könnte weiterhin durch ein Zurückbleiben im Wachstum der kleineren Frucht infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen hervorgerufen worden sein. Da es sich um zweieiige Zwillinge handelt, fällt für die ungleiche Entwicklung die häufigste Ursache, der 3. Placentarkreislauf (Schatz) aus. Degenerative Veränderungen der Placenta sind nicht erkennbar und können somit in unserem Falle nicht in Erwägung gezogen werden. Ebenso wenig läßt sich eine abnormale Beschaffenheit der Nabelschnur oder eine Raumbeschränkung im Uterus dafür verantwortlich machen.

Die histologische Untersuchung hat ergeben, daß die beiden Foeten offenbar altersverschieden sind. Auch bei den Placenten ist das verschiedene Alter sehr sinnfällig, obwohl die Erhaltung der Plazenta kein sicheres Kennzeichen des Lebens des Embryos ist, da sie in utero ausreichend ernährt wird und selbst bei Zerfall des Keimlings noch frisch erscheinen kann. Die größeren Unterschiede sind bereits auf den Abbildungen erkennbar. Die ältere Placenta zeigt das typische Aussehen einer solchen in der Mitte des

4. Foetalmonats. Die Zottenstämme und Zotten sind reichlich verzweigt und viel zahlreicher als bei der jüngeren Placenta. Das Zottenstroma enthält bereits reichlicher kollagene Bindegewebsfasern. Auffallend ist eine verhältnismäßige Gefäßarmut. Die Langhans'sche Zellschicht ist, wie es dem Alter entspricht, nurmehr stellenweise vorhanden. Überwiegend fehlt sie bereits vollständig (Abb. 2). Das Syncytium ist dünn und an seiner Oberfläche kann man stellenweise den Bürstensaum erkennen. Trophoblastenknospen sind sehr selten. Demgegenüber entspricht die jüngere Placenta im histologischen Aufbau einem Alter von ungefähr 8 Wochen. Die Zotten sind nur wenig verzweigt und erscheinen

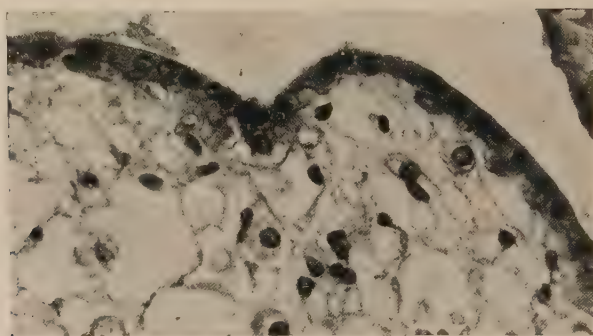


Abb. 2. Zottensyncytium der 13 $\frac{1}{2}$  Wochen alten Placenta. Langhans'sche Zellschicht nur mehr stellenweise erhalten. Vergr. 500 fach

verhältnismäßig plump. Das Stroma ist faserarm und reich an sternförmigen Zellen. Das Zottenepithel besteht aus zwei deutlich getrennten Zellagen, einer tieferen Schicht von gut abgrenzbaren hellen Zellen (Langhans'sche Zellschicht) und einer oberflächlichen Zellschicht ohne Zellgrenzen, der syncytialen Deckschicht (Abb. 3). Diese bildet, wie bei allen Placenten dieses Alters eine breite kontinuierliche Schicht mit einfacher Kernreihe, aber ohne gleichmäßige Verteilung der Kerne. Stellenweise vorkommende vielkernige Sprossen sind häufig zu beobachten, der Bürstensaum ist nicht überall gut erkennbar. Auffallend ist der besonders gute Erhaltungszustand des Gewebes, wie er nur bei Fixierung in lebensfrischem Zustand der Fall zu sein pflegt. Die Struktur der Kerne und des Zellplasmas ist deutlich ausgeprägt und entspricht dem üblichen Aussehen einer gut erhaltenen Zelle. Die foetalen Erythrozyten und Erythroblasten in den zahlreichen Zottengefäßen



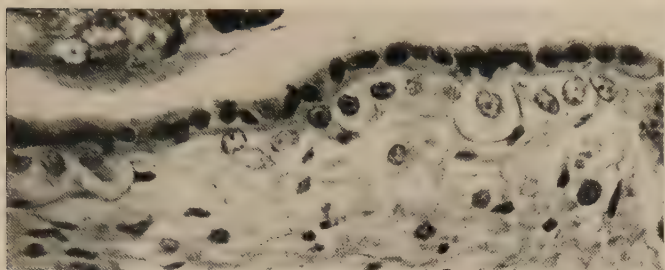


Abb. 3. Zottenepithel der etwa 5 1/2 Wochen alten Placenta aus zwei deutlich getrennten Zellagen der Langhans'schen Schicht und dem Syncytium bestehend. Vergr. 500fach

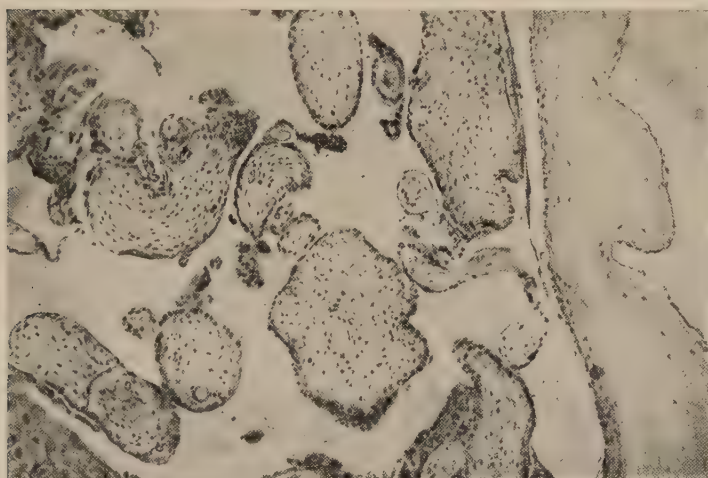


Abb. 4. Schnitt durch die etwa 5 1/2 Wochen alte Placenta. Plumpfe Zotten mit reichlichen blutgefüllten Gefäßen. Das Amnion mit dem Chorion noch nicht verwachsen. Vergr. 120fach

sind hämoglobinhaltig und zeigen nicht die geringste Erscheinung einer postmortalen Veränderung; ebenso gute Beschaffenheit weisen auch die mütterlichen Erythrozyten im intervillösen Raum auf. Das Amnion, das in der Regel am Ende des zweiten Monats mit dem Chorion verwächst, ist zwar diesem angelagert, aber durch einen gut sichtbaren Spalt von diesem noch getrennt (Abb. 4). Der Nabelstrang ist kurz und breit und läßt unter dem Amnion eine Zyste erkennen. Derartige Exocoel einschließende Hohlräume stellen aber nichts besonderes dar, sondern sind oft an 6—8 Wochen alten Foeten zu sehen. Daß der kleinere Foetus nicht nur der Länge nach einem Alter von etwa 6 Wochen entspricht, zeigt auch die

äußere Körperform und die innere Ausgestaltung der Organe, die in jeder Beziehung auf ein solches Alter schließen läßt. Die Kopf- und Halsgegend bietet für die Altersbeurteilung die wichtigsten Anhaltspunkte. Der Kopf nimmt fast die Hälfte der Körperlänge ein. Scheitel und Nackenhöcker treten deutlich hervor. Die Stirn ist hoch und vorspringend. Die Extremitäten sind in Form von Hand- und Fußplatten ausgebildet, Finger und Zehen noch nicht gegliedert. Die Auricularhöcker fließen zur Ohrmuschel zusammen. Die Augenlider sind gerade angelegt. Die Augen stehen weit voneinander und sind seitlich gerichtet. Der Schwanz ist als deutlicher Höcker noch erkennbar. Der Entwicklungsgrad des kleineren Foetus ist der einer 20 mm langen Frucht, wiederum einem Alter von 6—7 Wochen entsprechend. Die Größe und äußere Körperform der Foeten und das Aussehen der beiden Placenten lassen daher auf einen Altersunterschied von nahezu 2 Monaten schließen.

Um aber einen allfälligen Einwand auszuschalten, daß es sich bei dem kleineren Foetus um eine bereits vor ca. 8 Wochen abgestorbene Frucht handeln könnte, muß der Erhaltungszustand der Organe und die Struktur der Zellen noch näher ins Auge gefaßt werden. Leider wissen wir über die histologischen Veränderungen der Foeten, die längere Zeit im Uterus abgestorben liegen geblieben sind, nicht genau Bescheid. Normalerweise würde wohl nach so langer Zeit die abgestorbene Frucht der Auflösung anheim gefallen sein oder eine kleinzellige Umwandlung des Gewebes stattgefunden haben, wie sie bei retinierten Früchten auftreten kann. In unserm Fall läßt der gute Erhaltungszustand der Gewebe und Organe den Gedanken an ein soweit zurückliegendes Abgestorbensein schwer aufkommen. Die Begrenzung der Zellen und die Struktur der Zellkerne sind deutlich ausgeprägt. Postmortale Veränderungen sind in keinem Organ erkennbar und ich führe hier nur den guten Erhaltungszustand der Epidermis, des Zentralnervensystems und der foetalen Blutkörperchen in den Gefäßen als Beispiele an. Die Epidermis besteht ursprünglich aus einer einfachen Lage von niedrigen Zellen, die anfangs des zweiten Monats zweischichtig wird und auf diesem Zustand an den meisten Körperstellen bis zum vierten Monat stehen bleibt. Nur an den Hautstellen, an denen besondere Organe wie die Milchleiste oder die Haare sich entwickeln, wird sie schon früher mehrschichtig. In unserm Falle ist durchwegs eine zweischichtige Zellenlage erkennbar. Der Zellverband

zeigt nicht die geringsten Anzeichen einer Macerationerscheinung. Die Zellen sind gut abgrenzbar und fest in den Verband gefügt. Ihre Abgrenzung gegen das Bindegewebe erscheint scharf. Die Kerne sind gut erhalten und zeigen eine deutliche Chromatinstruktur (Abb. 5). Einen besonders raschen postmortalen Zerfall zeigt im allgemeinen das Zentralnervensystem, insbesondere die Matrixschicht in der Nähe der Ventrikel und des Zentralkanals. Die makroskopische Form des Gehirn ist zwar etwas abnormal, erscheint verquollen und vielleicht auch kollabiert, aber auch hier weisen die Präparate einen guten Erhaltungszustand des Gewebes auf. Die Begrenzung gegen die Ventrikel ist scharf. Das Aussehen der Kerne läßt auf einen frischen Zustand zur Zeit der Fixierung

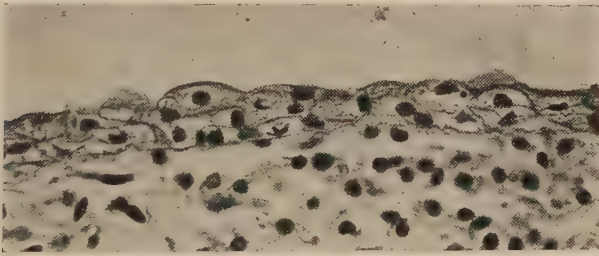


Abb. 5. Epidermis des 2,1 cm langen Foetus. Vergr. 500fach

schließen. Nekrotische Veränderungen und Erweichungen sind nirgends zu sehen. Einzelne Nervenfasernzüge sind bereits gut erkennbar (Abb. 6). Die foetalen Gefäße sind strotzend mit Blut gefüllt, in der Hauptsache sind es Erythroblasten, an denen auch mitotische Teilungsstadien erkennbar sind.

Die vorliegende Beobachtung läßt in ihrer Deutung ebenso wie im Falle von Fö d e r l nur eine Möglichkeit zu, und zwar die Annahme einer Superfetation. Zwar sind schon zahlreiche derartige Fälle beschrieben worden, bei denen versucht wurde, sie als Superfetation hinzustellen. Es erübrigt sich, hier näher darauf einzugehen, weil sie bei Fö d e r l (1932) in zusammenfassender Weise angeführt sind. Viele dieser Angaben halten aber einer strengen Kritik nicht stand. Es müssen vor allem zuerst diese Fälle ausgeschieden werden, wo bei ausgetragenen Früchten größere Gewichtsunterschiede bestanden, da diese Verschiedenheiten auf die verschiedene Placentarentwicklung und somit auf die Ernährungsverhältnisse zurückgeführt werden können. Ungeeignet sind auch, wie Fö d e r l bereits erwähnt, die Fälle von zeitlich mehr oder

minder weit auseinanderliegenden Geburten normal entwickelter Kinder, weil das erste frühreif und früh geboren, das andere dagegen reif oder übertragen sein kann. Auch jene Fälle, wo die größere Frucht intrauterin, die kleinere aber in der Tube implantiert ist, sind nicht beweisend, weil die schlechtere Ernährung ein Zurückbleiben der ektopischen Frucht erklärlich macht. Sehr vorsichtig sind auch jene Fälle zu betrachten, wo eine Superfetation aus dem Vorhandensein zweier verschieden alten Corpora lutea geschlossen wird, wie es im Falle Wolff geschah und von

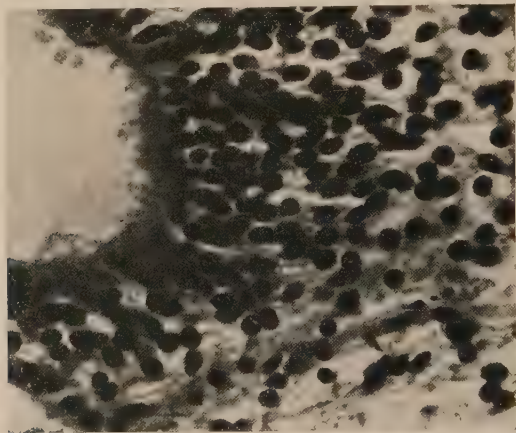


Abb. 6. Matrixschicht des Zentralnervensystems des 2,1 cm langen Foetus. Vergr. 500fach

Ruge II berichtet wurde. Die Beurteilung des Rückbildungsgrades eines Corpus luteum ist schwer und bedarf zumindest sehr großer Erfahrung auf diesem Gebiet. Geeignet für die Beweisführung einer Superfetation sind dagegen junge Graviditäten, wo zwischen den Früchten ein möglichst großer Entwicklungsunterschied besteht, wie dies im Falle von Föderl, Ruge und dem unsrigen der Fall ist. Eine mikroskopische Untersuchung der Placenten und Foeten ist dabei unerlässlich. Es hat den Anschein, als ob der Uterus duplex für eine Überfruchtung besonders disponiert ist. Es liegen eine Reihe von Beobachtungen verschieden alter Schwangerschaften bei Uterus duplex vor, die nicht anders als durch Superfetation entstanden gedeutet werden können (Mönch, Mayer, Soifer).

Wie verträgt sich nun das Bestehen einer Superfetation mit unserm heutigen Wissen und Vorstellungen von der Biologie der Keimorgane?



Viele lehnen eine Überfruchtung schon aus dem Grunde ab, weil sie gegen fest fundierte biologische Gesetze verstößt. So schrieb Robert Meyer (1922): „Die Literatur ergibt nicht einen einzigen Fall von Superfetation, der der Kritik standhielte. Die Möglichkeit einer Superfetation darf als ausgeschlossen gelten, da das Vorhandensein eines Corpus luteum graviditatis das Heranreifen eines neuen Eies nicht zuläßt. Die verschiedene Größe der Früchte ist durch Wachstumsstörungen leicht verständlich.“ Heute gilt immer noch als feststehend, daß in der Gravidität das Follikelwachstum gehemmt ist und daß dabei größere Follikel besonders leicht der Atresie verfallen. Für das Tierreich ist unsere Annahme, daß ein bestehendes Corpus luteum das Heranreifen und Platzen von Follikeln verhindert, sicher nicht mehr richtig. Nach den Angaben von Hansson (1947) soll eine Superfetation beim Nerz vorkommen und nach Rollhäuser bei der Maus. Hediger (1948) nimmt für den Feldhasen eine Überfruchtung als gesichert an und glaubt, daß eine neuerliche Befruchtung bereits 1—5 Tage vor der Geburt stattfindet so daß am Ende der Tragzeit sich zwei verschieden alte Generationen von Früchten im Uterus befinden würden. Eine solche Behauptung müßte wohl zuerst durch den anatomischen Nachweis der beiden Keimlingsgenerationen erwiesen werden, was bisher nicht geschehen ist, denn Hediger schloß die Überfruchtung lediglich aus der Länge der Tragzeit und aus der Beobachtung von Deckakten vor der Geburt, was nicht sehr viel besagt, da Hasen und Kaninchen sehr häufig und zwar sowohl vor als unmittelbar nach der Geburt decken. Eine Empfängnis am Ende der Gravidität erscheint vor allem aus dem Umstand unwahrscheinlich, da zu dieser Zeit im Hasenuterus keine freie Lichtung zu erkennen ist und nicht verständlich wäre, wie die Spermien zu den Eizellen gelangen sollen. Andererseits berichten amerikanische Autoren (Cole und Mitarbeiter 1943), daß Stuten regelmäßig in der Schwangerschaft ovulieren. Das Heranreifen der Follikel und die Ovulation wird ausgelöst durch den Druck des gonadotropen Schwangerschaftshormons, das mit dem Prolan des Hypophysenvorderlappens identisch ist und vom 52. Tag an einströmt. In der menschlichen Schwangerschaft wird eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtet. Während die Arbeiten von Cole keinen Zweifel daran lassen, daß das Hormon in der Pferdeplacenta von der Mutter gebildet wird, sei es, daß seine Synthese im Uterusepithel erfolgt oder die zwischen Uterusschleimhaut und Chorion gelegene gallertartige

Masse lediglich das Hypophysenhormon aus dem Blut auffängt und konzentriert, wird das Schwangerschaftshormon bei der Frau vom foetalen Gewebe und zwar vom Zottenepithel gebildet. Beim Menschen setzt die Prolanproduktion von seiten der Placenta bereits viel früher ein und ist am Ende des zweiten Schwangerschaftsmonats besonders hoch. Nach Witschi (1950) wird die überwiegende Menge gleich vom Chorion in das mütterliche Gewebe ausgeschieden und in der elften Schwangerschaftswoche findet es sich im Gewebe der Mutter in zehnmal größerer Menge als im Foetus vor. Knaus glaubt, daß die Ovulationen in der Gravidität bei Frauen keine so seltene Begebenheit sind und erklärt sie eben mit dem Einschließen des Hypophysenvorderlappens aus der Placenta. Damit stehen auch die Beobachtungen in Einklang, die Ravano, Cosentino, Schäffer gemacht haben, die auf grund von Sektions- und Operationsmaterial Follikelreifung und gelegentliche Ovulationen in der Gravidität als gesichert annehmen, denen allerdings wiederum die Befunde von Seitz entgegenstehen, der bei 36 Gravididen nicht ein einziges Mal einen geborstenen oder reifen bzw. nahezu reifen Follikel beobachten konnte. Experimentell haben Aschheim und Zondek die gleichen Erkenntnisse bei Mäusen durch die Implantation von Hypophysenvorderlappen gemacht. Sie konnten dadurch Ovulationen herbeiführen, wobei die intrauterinen Foeten lebend blieben. Damit ist erwiesen, daß durch Hypophysenvorderlappenhormone die Sperre, die während der Schwangerschaft gegen eine neue Ovulation besteht, aufgehoben werden kann. Daß dies auch unter Umständen bei besonders hohem Hormondruck gelegentlich auch bei Frauen der Fall sein kann, erscheint daher sehr wahrscheinlich. Die Auffassung, daß in der Biologie der Keimorgane die Hormone allein die ausschlaggebende Rolle spielen, muß heute wohl etwas eingeschränkt werden und daß ein Corpus luteum das Reifen eines Follikels und einer Ovulation unter allen Umständen verhindert, ist nicht mehr aufrecht zu erhalten, da die Untersuchungen vor allem von Stieve gezeigt haben, daß auch vegetativ-nervöse Einflüsse von größter Bedeutung sein können.

Bei diesem Sachverhalt erscheinen auch die zahlreichen Fälle von Menstruationen (Wirtz) bei bestehenden Graviditäten in einem andern Licht. Während der ersten Zeit der Schwangerschaft bestehen, wie Hosemann (1947) in sehr gründlichen Unter-

suchungen gezeigt hat, noch zyklische Veränderungen an der Gebärmutter weiter. Er konnte feststellen, daß diese sich in einer im Versuch nachweisbaren, in vierwöchentlichem Rhythmus wechselnden Ansprechbarkeit der schwangeren Gebärmutter auf Wehenmittel äußern, obwohl ein Corpus luteum graviditatis vorhanden war. Diese zyklischen Veränderungen an der Gebärmutter werden daher nicht durch einen Gelbkörper im Blütezustand verhindert. Demnach könnte es sich bei den häufig zu beobachtenden vierwöchentlichen Blutungen in der Schwangerschaft um richtige Regelblutungen handeln, denen jedesmal ein Follikelsprung vorausgeht. Da wir bislang aber über entsprechende Schleimhautbilder des schwangeren Uterus nicht verfügen, kann genaueres darüber nicht ausgesagt werden. Es liegen somit eine Reihe von Zeichen vor, daß in der Gravidität Follikelreifung und Ovulation vorkommen kann, womit die erste Voraussetzung für eine Superfetation gegeben ist. Die zweite Voraussetzung für das Zustandekommen einer Überfruchtung ist, daß die Spermien in die Eizelle gelangen können. Da erst im vierten Schwangerschaftsmonat die Dezidua capsularis mit der Dezidua parietalis verwächst, besteht bis dorthin eine freie Passage für die Spermien in die Tube. Ein Hindernis für das Eindringen der Spermien können die von H. R. Schmidt und Hermstein beschriebenen Dezidualwülste in den Tubenecken bilden. Bereits im ersten Schwangerschaftsmonat soll für gewöhnlich das Ostium uterinum tubae durch Dezidualwucherungen verschlossen werden. Die Schleimhautoberflächen berühren sich, das Epithel geht zugrunde, so daß dort keine Lichtung mehr besteht. Auch Naujoks glaubt, daß dieses Verhalten die Regel darstellt, aber es gibt doch Fälle, wo deziduale Wucherungen im Bereich der Tubenmündungen nicht ausreichen um diese zu verschließen, so daß bis zur Verschmelzung der Dezidua capsularis und parietalis die Möglichkeit der Befruchtung der Eizelle gegeben ist. Vielleicht ist der in der Regel ausgebildete Verschluß der Tubenecken der hauptsächlichste Grund, weshalb die Superfetation nur gelegentlich in vereinzelt Fällen und nicht häufiger vorkommt. Von anderen vermuteten Hindernissen, wie Schleimpfropf im Cervixkanal und der Behauptung der Unmöglichkeit einer Nidation in der Dezidua graviditatis wissen wir zu wenig und sollen daher nicht näher diskutiert werden.

## **Zur Frage des Vorkommens der Superfetatio**

### **Zusammenfassung**

Es wird ein Fall beschrieben, wo eine Superfetatio als wahrscheinlich erscheint. Diese wird aus einem etwa achtwöchigen Altersunterschied der beiden 12,5 und 2,1 cm langen Foeten geschlossen. Ursachen über ein Zurückbleiben des kleineren Foetus im Wachstum oder ein frühzeitiges intrauterines Absterben konnten ausgeschlossen werden. Eine Superfetatio ist theoretisch bis zum Ende des dritten Foetalmonats möglich, da Ovulationen unter dem Einfluß der starken Prolanproduktion von seiten der Placenta am Ende des zweiten Schwangerschaftsmonats gelegentlich vorkommen.

## **К вопросу суперфекундации**

### **Краткое содержание**

Описывается случай предположительной суперфекундации. Возрастная разница двух зародышей (12,5 см и 2,1 см) приблизительно восемь недель. Раннее внутриматочное отмирание или недорастание маленького зародыша казались невероятными. Теоретически суперфекундация возможна до конца третьего фетального месяца, так как под влиянием сильной пролановой продукции со стороны плаценты овуляция встречается повидимому еще к концу второго месяца беременности.

## **The incidence of superfetation**

### **Summary**

The author describes a case which was supposed to be due to superfetation, the ages of the two fetuses respectively 12.5 and 2.1 cm long differing by about eight weeks. Retardation of growth in the smaller fetus or early intra-uterine devitalization could be excluded as etiologic factors. Theoretically, superfetation can arise up to the end of the third fetal month, evulations occur sometimes under the influence of intense prolan production by the placenta at the end of the second month of pregnancy.



## Sur l'apparition de la superfétation

## Résumé

Description d'un cas présentant probablement une superfétation. On y conclut du fait que les deux foetus respectivement longs de 12,5 et 2,1 cm différaient en âge d'environ huit semaines. Des troubles de la croissance ou une dévitalisation intra-utérine précoce du plus petit foetus pouvaient être exclus comme causes. Théoriquement, une superfétation peut se produire jusqu'à la fin du 3<sup>e</sup> mois foetal, des ovulations paraissant survenir parfois sous l'influence d'une forte production de prolane par le placenta à la fin de 2<sup>e</sup> mois de grossesse.

## Schrifttum

Cole, H. H., und Goß, H.: Essays in Biol. Univ. Cal. Press. 1943. — Förderl, V.: Arch. Gynäk. **148** (1932). — Hansson, A.: The physiology of reproduction in Mink (*Mustela vison*). Alb. Bomiers, Stockholm 1947. — Haselhorst, G. u. M. Watzka: Geburtsh. u. Frauenhk. **10** (1950). — Hediger: *Physiologia Comparata et Oecologia* **1** (1948). — Hermsstein, A.: Arch. Gynäk. **141**. — Hosemann, H.: Ärztl. Wschr. **1947**. — Knaus, H.: Arch. Gynäk. **141**; Die Physiologie der Zeugung des Menschen. W. Maudrich, Wien 1950. — Kreibich, H.: Zbl. Gynäk. **173**. — Meyer, L.: Ber. Gynäk. **1923**. — Mayer, M.: Ber. Gynäk. **35** (1938). — Moench, G. L.: Amer. J. Obstetr. **13** (1927). — Naujoks: Arch. Gynäk. **142**. — Rollhäuser, H.: Anat. Rec. **105** (1949). — Ravano, L.: Arch. Gynäk. **83** (1907). — Ruge II: Zbl. Gynäk. **42** (1918). — Runge, H.: Arch. Gynäk. **173**. — Seitz, L.: Arch. Gynäk. **77** (1906). — Soifer, I. T.: Amer. J. Obstetr. **37** (1939). — Stieve, H.: Über Follikelreifung, Gelbkörperbildung und den Zeitpunkt der Befruchtung beim Menschen. Akad. Verlagsges., Leipzig 1943; Dtsch. Gesundheitsw. **1947**; Anat. Anz. **97** (1949); Naturw. **37** (1950). — Wintz: Mschr. Geburtsh. **69** (1925). — Witschi, E.: Naturw. **37** (1950). — Wolff, B.: Arch. Gynäk. **69** (1925). — Zondek, B., und Aschheim, S.: Endokrinologie 1928.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Mainz*  
*Direktor: Prof. Dr. Dr. A. Dabelow*

## Über die Häufigkeit des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern in der Epiphyse des Rindes

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

(Die Arbeit wurde ausgeführt auf Anregung und unter Anleitung  
von Herrn Prof. Dr. M. Watzka)

Von

**K. Derenbach**

Mit 6 Abbildungen im Text

Seit der ersten Beschreibung des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern in der Rinderepiphyse durch Nicolas (1900) haben sich zahlreiche Untersucher mit diesem Problem befaßt. Die Mehrzahl bestätigte die Befunde von Nicolas, so Dimitrowa, Businco, Kohn, Calvet und Godina, andere Autoren konnten selbst bei der Untersuchung eines großen Materials keine quergestreiften Elemente nachweisen (Illing, Gerlach und Bargmann). Im Rahmen einer allgemeinen Untersuchung über den Feinbau der Rinderepiphyse habe ich besondere Aufmerksamkeit dem Studium dieser Frage gewidmet. Die diesbezüglichen Befunde sind im folgenden zusammengefaßt. Das Untersuchungsmaterial umfaßt 92 Epiphysen von Rindern, Kühen, Bullen und Ochsen im Alter von  $\frac{3}{4}$  bis 12 Jahren. Die Angaben beziehen sich also nur auf Befunde bei ausgewachsenen Tieren (Braunes Höhenfleckvieh).

In Übereinstimmung mit den meisten früheren Untersuchern fand ich Muskelfasern fast ausschließlich in der Randzone des apikalen (distalen) Teiles der Epiphyse. Diese Region ist durch folgende Besonderheiten vor den übrigen Abschnitten des Organs ausgezeichnet:

Die bindegewebige Kapsel ist an der Zirbelspitze mehr als doppelt so dick wie an der übrigen Oberfläche. Die Gefäßversorgung ist in diesem Abschnitt viel reicher als sonst, auch das perivasale Bindegewebe ist auffallend stark entwickelt. Die spezifischen Zellen (Pinealzellen) liegen hier in besonders dichtem Verband. Die Randzone des apikalen Teils des Organs ist meist frei von regressiven Veränderungen und enthält, auch wenn fast die ganze Zirbel mit Gliaflecken, Cysten oder Konkrementen durchsetzt ist, keine oder nur minimale derartige Bildungen.

Muskelfasern fanden sich in 18 der untersuchten Epiphysen, also in etwa 20% der Fälle. Ein Einfluß des Alters, des Geschlechts, der Kastration oder der Gravidität auf das Vorkommen der Muskelfasern läßt sich nicht nachweisen. Die Menge der in den einzelnen Zirbeln enthaltenen muskulösen Elemente schwankt innerhalb weiter Grenzen. Von isoliert oder in kleinen Gruppen vorkommenden Muskelfasern angefangen gibt es alle Übergänge bis zu kürzeren oder längeren Fasersträngen, die durch eine wechselnde Menge von Bindegewebe zusammengefaßt werden. Die stärksten derartigen Faserzüge hatten eine im Schnitt meßbare Länge von 1,6 mm und eine Dicke von 0,15 mm, womit sicher noch nicht das Maximum, vor allem in der Längenausdehnung, angegeben ist. Manchmal stehen sie mit der bindegewebigen Kapsel an der Zirbelloberfläche in kontinuierlicher Verbindung. Die Richtung der Faserzüge wechselt, jedoch scheint die longitudinale Verlaufsrichtung, parallel der Längsachse der Epiphyse bevorzugt zu sein, eine Richtung, in der sich auch die größeren Gefäße ausbreiten. An den Enden sind die Stränge aufgespleißt: Einzelne Muskelfasern, vor allem aber das Bindegewebe, setzen sich von den beiden Enden des Stranges aus in radiärer Richtung in das Stroma des Organs hinein fort, wodurch oft eine typische wirbelartige Struktur eines solchen Muskelfasern enthaltenden Abschnittes der Epiphyse bedingt ist (Abb. 1). Die Fasern im Innern dieser Bündel sind spindelförmig, von 60–80  $\mu$  Länge und enthalten einen oder mehrere Kerne.

Die einzeln verlaufenden Muskelfasern sind oft zylindrisch und ziehen mit den Gefäßen, meist parallel, seltener indem sie das Gefäß spitzwinkelig überkreuzen. An Stellen, an denen das Gefäß abbiegt, laufen sie oft in der ursprünglichen Richtung weiter und enden im perivasalen Bindegewebe des gleichen oder eines anderen

Gefäßes. Sie verbinden manchmal also in querer Richtung die beiden Schenkel eines bogen- oder U-förmig verlaufenden Gefäßabschnittes. Daß sie auch gelegentlich zwei verschiedene Gefäße miteinander verbinden, ergibt sich aus der verschiedenen Querschnittsgröße der Gefäße, zwischen denen sie sich ausspannen.

Ähnlich wie die Menge und die Anordnungsweise der Muskelfasern variiert auch der Grad der histologischen Ausdifferenzierung sehr stark. Dies äußert sich schon am Verhalten der Zellkerne: Eine Faser von  $80\ \mu$  enthielt nur einen elliptischen Kern, eine andere, gleich lange Faser dagegen fünf. Sie liegen teilweise zen-

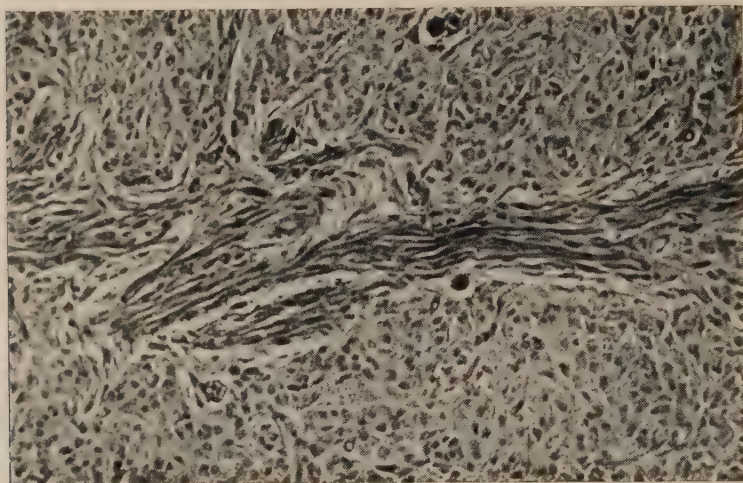


Abb. 1. Mit Bindegewebe vermisches Bündel von Muskelfasern aus der Epiphyse einer Kuh.  
Übersicht. Vergr. 92 fach

tral, umgeben von einem fibrillenfreien Hof, teilweise aber auch randständig. Gelegentlich ist die Dicke des Kernes größer als die der Faser, so daß seine Lage eine Ausbuchtung der Faser hervorruft. Abgesehen von den Unregelmäßigkeiten der Kontur der Fasern, die durch die Zellkerne bedingt ist, finden sich auch an anderen Stellen Auftreibungen und Einschnürungen, die der Faser manchmal eine Strecke weit ein perlschnurartiges Aussehen verleihen. Man könnte an Kontraktionsknoten denken, wie sie gelegentlich bei frischen Muskelfasern durch die Einwirkung des Fixierungsmittels hervorgerufen werden.

Die Muskelfasern weisen fast alle ein embryonales Aussehen auf. Ihre Differenzierung ist mitunter so gering, daß in dem fein



granulierten Plasma vieler Fasern trotz großer Bemühungen keine Fibrillen entdeckt werden konnten, während dicht daneben liegende gleichartige Fasern einige wenige Fibrillen erkennen ließen. So entsteht bei manchen dieser oft spindelförmigen Elemente der Eindruck von glatten Muskelzellen. Die von Illing und Gerlach beschriebenen glatten Muskelzellen dürften daher mit diesen undifferenzierten Fasern weitgehend identisch sein. Schließlich findet man auch Fasern, deren Fibrillen deutlich quergestreift sind. In besonders ausgeprägten Fällen entspricht das Bild der Querstreifung

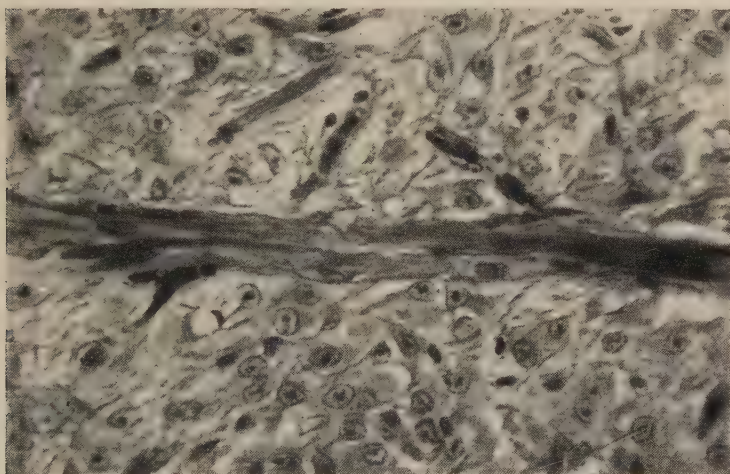


Abb. 2. Quergestreifte Fasern in der Epiphyse einer Kuh. Vergr. 240 fach

bis in alle Einzelheiten genau dem der Skelettmuskulatur (Abb. 2, 3, 4). Die isoliert oder in kleinen Gruppen vorkommenden Fasern sind meist höher differenziert als solche, die zu Bündeln zusammengeschlossen sind. Meist enden sie pinselartig aufgespalten. Ihre Fibrillen setzen sich oft über eine längere Strecke, in einem Falle  $20\ \mu$  weit fort und verlieren sich zwischen den argyrophilen Fibrillen der Gefäßwand (Abb. 5). Die größte Länge einer solchen höher differenzierten Faser betrug  $170\ \mu$ , ihr mittlerer Durchmesser  $12\ \mu$ . Wie bei anderen Muskelfasern vom embryonalen Typus erschienen auch hier die Kerne plump und mittelständig. Amitotische Kernteilungen wurden in mehreren Fasern beobachtet. Im aufgetriebenen Ende einer Faser fand ich eine Anhäufung von etwa 10 Kernen. Ob es sich dabei um einen Sprossungsvorgang handelt, konnte

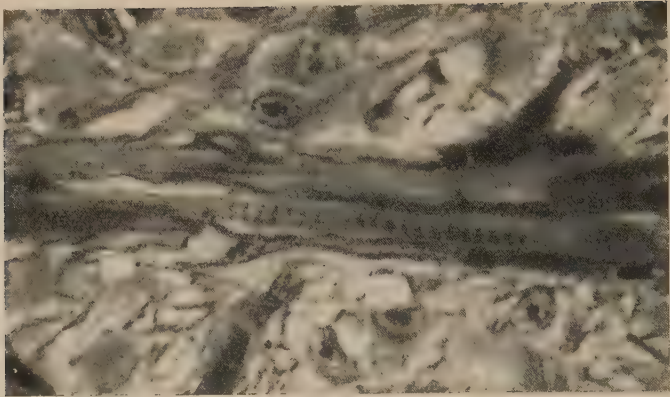


Abb. 3. Ausschnitt aus Abb. 2 bei stärkerer Vergrößerung: Quergestreifte Muskelfasern von ungleicher Differenziertheit. Vergr. 935 fach

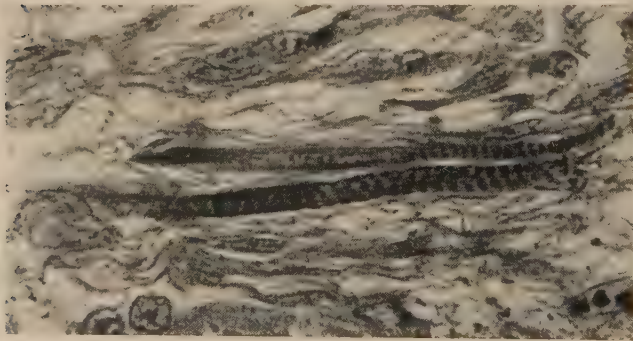


Abb. 4. Zwei quergestreifte Fasern aus der Epiphyse einer Kuh. Vergr. 935 fach

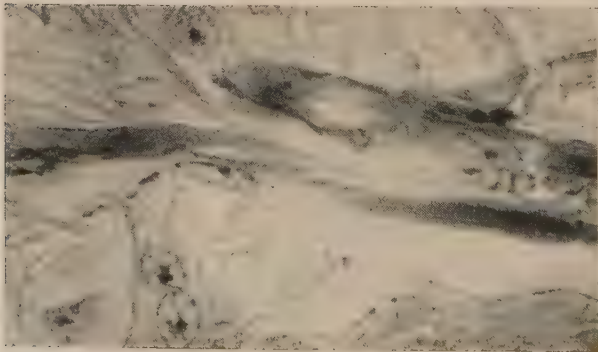


Abb. 5. Endigung einer quergestreiften Muskelfaser im persivasalen Bindegewebe (Bulle). Vergr. 935 fach

aus dem einzelnen Befund heraus nicht entschieden werden. Auch Anzeichen von Sarkolyse lassen sich stellenweise beobachten (Abb. 6).

- Bezüglich der Herkunft der Muskelfasern schließe ich mich der Ansicht von Godina an, der annimmt, daß sie mit den Gefäßen in die Zirbel hineingelangt sind. Nervenendigungen ließen sich an den Fasern nicht nachweisen. Selbst wenn man ihre Kontraktilität voraussetzte, ergibt sich aus ihrer Anordnungsweise kein Anhalts-



Abb. 6. Ansammlung von Zellkernen am Ende einer Muskelfaser (Kuh).  
Vergr. 1250 fach

punkt dafür, daß sie auf die Durchblutung der Epiphyse oder sonst irgendeinen Einfluß haben könnten. Die individuell sehr stark wechselnde Ausbildung der Muskelfasern, das sporadische Vorkommen überhaupt und schließlich ihr embryonales Aussehen weisen auf ihre Bedeutungslosigkeit für die Funktion der Epiphyse hin.

## Über die Häufigkeit des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern in der Epiphyse des Rindes

### Zusammenfassung

In etwa ein Fünftel der untersuchten Rinderepiphysen fanden sich quergestreifte Muskelfasern, hauptsächlich von embryonaler Struktur. Sie verlaufen einzeln oder in kleinen Gruppen, vorwiegend in der Längsrichtung des Organs. Es ergibt sich kein Anhaltspunkt für irgendeine funktionelle Bedeutung dieser sporadischen Skelettmuskelfasern.

## **О частоте нахождения поперечно-полосатых мышечных волокон в мозговом придатке рогатого скота**

### **Краткое содержание**

В приблизительно пятой части исследованных мозговых придатков рогатого скота были найдены поперечно полосатые мышечные волокна, преимущественно эмбрионального типа. Они расположены отдельно или в небольших группах, главным образом в продольном направлении органа. Нет основания приписывать этим спорадическим мышечным волокнам какое либо функциональное значение.

## **On the Frequency of Incidence of Striated Muscular Fibres in the Epiphysis of Cattle**

### **Summary**

In about a fifth of the examined epiphyses of cattle there were found striated muscular fibres, particularly of embryonic structure. They run singly or by little groups, chiefly in the longitudinal axis of the organ. There is no evidence justifying the view, that some functional significance must be attributed to these sporadic striated muscular fibres.

## **Sur la fréquence des fibres musculaires striées dans l'épiphyse bovine**

### **Résumé**

Dans un cinquième environ des épiphyses bovines examinées se trouvaient des fibres musculaires striées, principalement de structure embryonale. Elles sont disposées isolément ou en petits groupes, en majeure partie dans la direction longitudinale de l'organe. Il n'existe aucun indice d'aucune importance fonctionnelle de ces fibres strio-musculaires sporadiques.

### **Schrifttum**

Bargmann, W.: In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. VI/4, 1943. — Calvet, J.: Paris 1934. — Dimitrowa, Z. Nevraze 2 (1901). — Gerlach, F.: Anat. Anz. 50 (1917). — Godina, G.: Monit. zool. (It.) 50 (1939). — Häggqvist, G.: In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. II/3. — Illing, P.: Vet.-med. Diss., Leipzig 1910. — Kohn, A.: In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd. 16, 1930. — Nicolas, M.: C. r. Soc. Biol. 1900.



*Aus dem Anatomischen Institut (Direktor: Prof. Dr. Dr. Dabelow) und dem  
Institut für physiologische Chemie (Direktor: Prof. Dr. Dr. Lang) der Johannes  
Gutenberg-Universität Mainz*

## Über die Rückresorption von Serumeiweiß in der Säugerniere

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Von

**Theofried Peters und Max Frimmer**

Mit 5 Textabbildungen

Erst in jüngerer Zeit wird die Eiweißrückresorption durch die Hauptstückepithelien der Niere als physiologische Zelleistung angesprochen (Randerath 1947). Zusammen mit M. Frimmer und K. Lang konnte ich dieses für Kasein, dessen Molekulargewicht sogar weit über 70 000 liegt, beweisen. Wir fanden bei Tieren, die mit je 2,5 ccm 5%iger Kaseinlösung injiziert und dann nach 5 Minuten, 1 Stunde, 5 Stunden, 24 Stunden, 3 Tagen und 1 Woche getötet wurden, zeitlich ansteigend sehr reichlich Vakuolen mit Einschlüssen, die bei den letzten Tieren, es handelte sich in diesem Fall um weiße Ratten, an Größe und Zahl abnahmen und schließlich verschwanden (Frimmer, Lang und Peters).

Methodisch ähnliche Untersuchungen mit Verfolgung einzelner Phasen im Zellgeschehen sollten mit Rinderserum angewandt werden, von dem sich auch beim Säuger gezeigt hatte, daß Teile seines Plasmaeiweißes als hyaline Tropfen in den Hauptstückepithelien rückresorbiert lagen.

Antigene Eigenschaften des Serums mußten möglichst ausgeschaltet werden. Es zeigte sich, daß substituierte und acetylierte Eiweißkörper in bezug auf ihre antigenen Eigenschaften von den normalen Eiweißkörpern abweichen, da die üblichen anaphylaktischen bzw. allergischen Reaktionen fehlen oder sehr stark abgeschwächt sind (Lang, Frimmer, Bernert). Sie eignen sich daher auch als Modells substanz für experimentelle Untersuchungen

zur Frage der Paraproteinosen, da sie ohne allergische Reaktion für den Körper bleiben.

Die Acetylierung des Serums wurde bei minus 5° Celsius bei Anwesenheit von Natriumacetat mit Essigsäureanhydrid durchgeführt. (Genauere Daten über die Herstellung sowie über die Chemie und Physiologie finden sich in der ausführlichen Arbeit Lang-Frimmer-Bernert).

Es wurden 13 gleichaltrige männliche weiße Ratten aus verwandten Familien, die unter gleichen Bedingungen aufgezogen und gehalten waren und bei Anfang des Versuches gleiches Gewicht hatten, mit je 2,5 ccm Serum i. v. injiziert und je ein Tier nach 15 Minuten, 1, 5, 24 Stunden, 3 Tagen, 1 Woche und 2 Wochen durch Genickschlag getötet. Fixiert wurden die lebenswarmen Organe in Neutralformol 1 : 4 und über die Alkoholreihe, Methylbenzoat-Celloidin, Benzolparaffin in Paraffin eingebettet. Es wurden 4 bis 6  $\mu$  dicke Schnitte hergestellt.

Die entparaffinierten Schnitte wurden nach folgenden Methoden gefärbt: 1. Azan nach Heidenhain, 2. Säurealizarinblau-Mallory nach Petersen, 3. Haemalaun-Azophloxin, 4. Fibrinfärbung nach Weigert-Kernechtrot, 5. Turnbull-Blaureaktion zum eventuellen Eisennachweis, 6. Sudan III alkoh. zum eventuellen Fettnachweis.

Der Urin der Versuchstiere wurde täglich mit Sulfosalicylsäure geprüft und ein Sediment ausgewertet.

### Die Auswertung und Deutung der Befunde

A. Physiologisch-chemische Zusammenfassung: Es zeigte sich, daß acetylierte Eiweißkörper im Organismus fermentativ abgebaut werden können und daß ein großer Teil von Eiweiß 24 Stunden nach i. v. Injektion abgebaut war, was durch die entsprechende Menge Stickstoff im Harn offenbar wird. Die Eiweißreaktionen im Harn waren negativ, auch konnten im Sediment keine Zylinder, Leukozyten und Erythrozyten nachgewiesen werden.

B. Die histologischen Bilder lassen folgendes erkennen:

Bei Azan fallen blaurötliche Ablagerungen von homogenem Aussehen in den Gefäßen, den Glomerula-Kapselräumen und den Tubulus lumina auf, die 1—3 Tage nach der Injektion zum größten Teil verschwunden sind (Abb. 1).

In den Hauptstückepithelien sieht man nach Azan, Säurealizarinblau-Mallory und H. E. rotgefärbte, nach Weigert blaugefärbte hyaline Tropfen von der Art, wie sie von anderen Autoren (Randerath, Hein, Kleier, Havemann, Börger) in Urodelenen mehrmals erzeugt wurden. — Die hyaline Substanz tritt zu den verschiedenen Zeiten in verschiedener Stärke auf und kann

deshalb übersichtlich in Form einer Kurve dargestellt werden. Die Tropfen sind zuerst klein und liegen apikal, werden dann aber größer und liegen in der ganzen Zelle verteilt. Auffallend ist, daß nur ein Teil der Nephronen eine massige Speicherung zeigt, während in dem anderen Teil kaum oder gar keine hyaline Tropfen zu

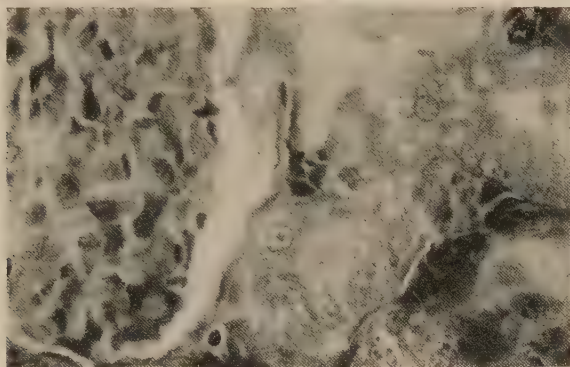


Abb. 1. Ablagerung von hyaliner Masse (x) im Kapselraum eines Nierenglomerulum, Säure-alizarinblau-Mallory, Obj. 1/12 Öl, Okular 6× (Leitz). Kameraauszug 33 cm

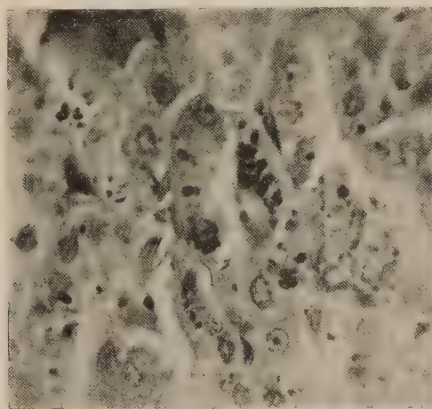


Abb. 2. Hyaline Tropfen im Hauptstückepithel der Rattenniere. Weigerts Fibrinfärbung-Kernechtrot. Obj. 1/12 Öl, Okular 6× (Leitz). Kameraauszug 33 cm

sehen sind. Diese Bilder sind in den Nieren der zweimal injizierten Tiere besonders deutlich (Abb. 2) (s. auch unter Kerne).

Schon im Überblick, vor allem in der Reihe VII fallen bei der Weigert-Fibrinfärbung deutlich blaugefärbte Lymphgefäßendothelien und Kerne anderer Zellen auf. Bei der Vergrößerung 800

bis 1000 mal sieht man blaue Granula und Säume um die Kernmembran der Lymphgefäßendothelien, Kapselepithelien und Hauptstückepithelien und zeitlich später blaue Granula in den gleichen Kernen. Ein ebensolches Aussehen haben auch Zellen des Interstitiums. Bei Azan färben sich Granula und Ringe rot.

Bereits kurze Zeit nach der Injektion sieht man an den Kernmembranen der Epithelien des inneren und äußeren Kapselblattes des Glomerulum die oben beschriebenen Granula auftreten. Sie scheinen die Kernaußenflächen dicht zu besetzen, so daß die Kerne von einer blauen Membran teilweise oder ganz umgeben erscheinen. Einige Zeit darauf treten dann deutliche Granula in den Kernen selbst auf, die so deutlich werden können, daß man bei einer Weigert-Fibrinfärbung eine H. E.-Färbung vor sich zu haben glaubt. So sehen wir in den Präparaten VI A—D hauptsächlich Kernringe, in VI E—F hauptsächlich Kerngranula. In VII A und B sieht man neben Kerngranula schon wieder deutliche Kernringe, in den letzten Präparaten überwiegend Granula.

In den Hauptstückepithelkernen sieht man gleiche Bilder wie bei den Kapselepithelien. Besonders beachtenswert erscheinen mir hier folgende Punkte:

Bei Beschreibung der hyalinen Tropfen wurde berichtet, daß nur in einem Teil der Hauptstückepithelien hyaline Tropfen rückresorbiert liegen, während die anderen frei sind.

Es zeigen in Reihe VI nur die Kerne der Epithelien Kernringe und Kerngranula, in denen hyaline Tropfen abgelagert sind. Die Zellen der Hauptstücke, in denen keine hyalinen Tropfen liegen, haben normale Kerne. In den ersten Präparaten der Reihe VII, also nach erneuter Zufuhr von Serum, finden sich hauptsächlich hyaline Tropfen nur in den Zellen, in deren Kernen keine oder nur sehr wenig Granula zu sehen sind. Dagegen waren umgekehrt in den Zellen, in deren Kernen massig Kerngranula lagen, keine oder nur sehr wenige hyaline Tropfen bei sonst völlig intaktem Zellleib zu sehen.

In den Präparaten, in denen Kerngranula gehäuft auftreten, finden sich oft kleine bis sehr große bei Azanfärbung mehr oder weniger blaugefärbte Vakuolen, die allerdings mit der Weigertschen Fibrinfärbung nicht mehr darzustellen sind (Abb. 3). Diese sind am größten und der Inhalt am kräftigsten gefärbt in den Kernen, bei denen nur noch die Randpartien eine kräftige „Kerngranulation“ zeigen.



In den vom Normalen abweichenden Kernen finden sich, zum Teil beträchtlich, vergrößerte Nukleolen.

Ein gleiches Verhalten wie die Kapselepithelien in bezug auf Kernringe und Kerngranula zeigen die Lymphgefäßendothelien (Abb. 4). Allerdings tritt die erste, wirklich eindeutige Aufnahme der blau gefärbten Substanz hier viel später auf als in den Kapselepithelien. Sie geht dagegen in fast allem konform mit den Zu-

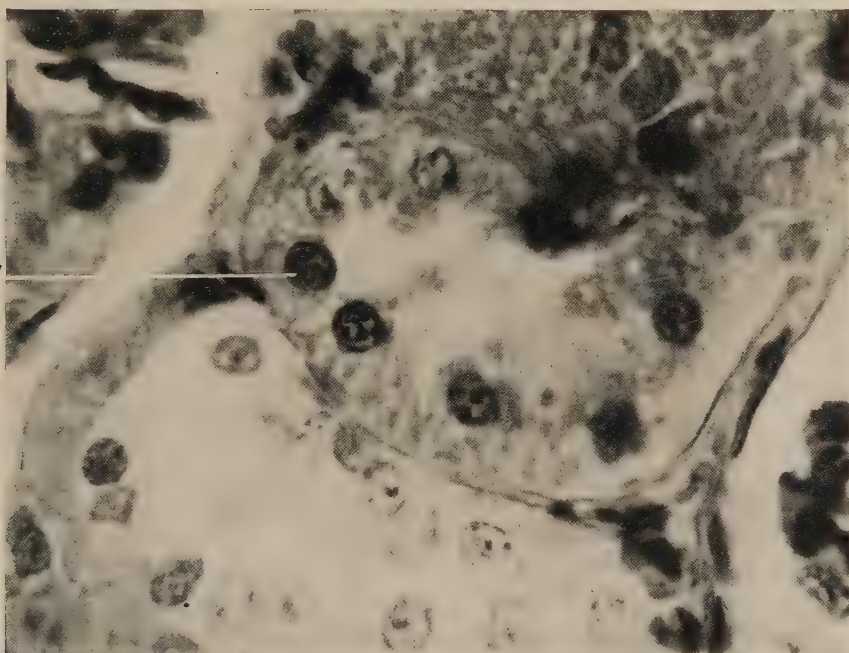


Abb. 3. Granula in Kernen des Hauptstückepithels. In einem Kern Vakuolen. Technik wie bei Abb. 2, nur Okul. 10 $\times$ . V = Kernvakuolen.

standsbildern der Hauptstückepithelzellkerne. — Beim Anstieg der Kernringe und der Kerngranula vergrößern sich die Kerne zum Teil beträchtlich, auch scheinen, ebenso wie in den Hauptstückepithelzellkernen blaue Vakuolen aufzutreten (bei Azanfärbung blau).

Das interstitielle Gewebe reagiert in ähnlicher Weise, bedarf aber noch einer genaueren Untersuchung.

Wie bereits in den Kaseinversuchen (Frimmer, Lang und Peters) an mehreren Reihen festgestellt und in Kurven veranschaulicht ist, so ist auch bei acetyliertem Rinderserum zuerst

ein Anstieg und dann wieder ein Abfall von Eiweißeinschlüssen in den Zellen nachzuweisen. Allerdings normalisieren sich die Bilder nach Kaseinzufuhr bedeutend schneller als nach Zufuhr von Rinder Serum. Während bei der Kaseinarbeit nur die Zellveränderungen beschrieben wurden — die Deutung von Kernbefunden schien mir verfrüht — können hier, neben den allerdings andersartigen Zellveränderungen, Zustandsbilder des Kerns be-

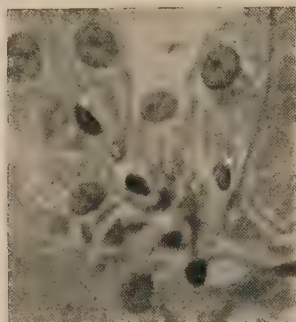
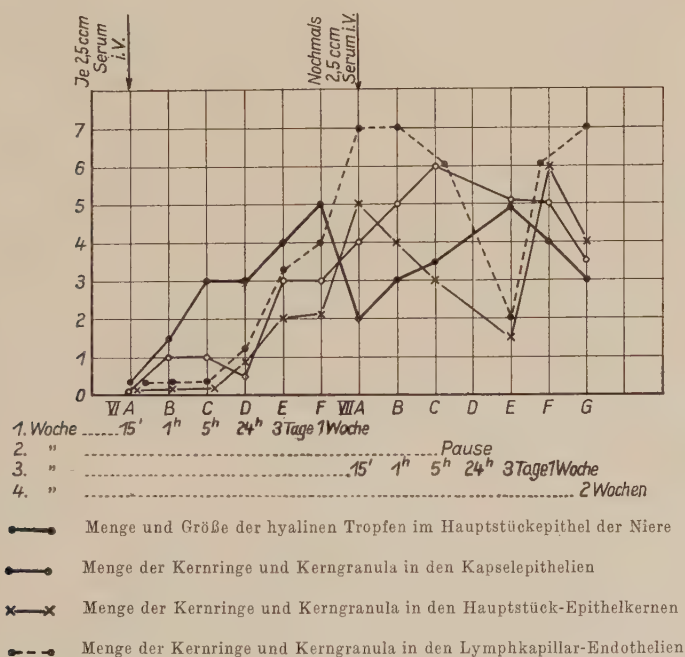


Abb. 4. Ringe um Lymphgefäß-Endothelkerne ( $\times$ )  
in der Rattenniere. Technik wie bei Abb. 2

schrieben werden, die mit der Eiweißrückresorption und dem Eiweißumbau zusammenhängen. Die homogenen Massen in den Gefäßen, Kapselräumen und Tubuluslumina und die hyalinen Tropfen, die in den Hauptstückepithelzellen rückresorbiert liegen, dürften als Eiweißfällungen zu bezeichnen sein, wie sie andere Autoren früher bereits schon darstellten (s. Zusammenfassung Randerath 1947).

Die beschriebenen Bilder in Zusammenhang mit den Kurven weisen darauf hin, daß der Weg der homogenen Massen folgender ist: Aus den Gefäßen gelangen sie in die Kapselräume der Glomerula, in denen man sie auch abgelagert sieht. Kleine Mengen werden durch die Kapselepithelien aufgenommen und abgebaut. Der Rest dieser Substanz gelangt in die Hauptstücklumina, aus denen sie durch die Epithelzellen rückresorbiert werden und in Form von hyalinen Tropfen nachzuweisen sind. In dem Maße, wie die hyalinen Tropfen abnehmen, treten um die Kerne Körnchen auf, die, genau so gefärbt wie die hyalinen Tropfen, bald darauf im Kern nachzuweisen sind (Kerngranula). Diese Körnchen und Granula verschwinden. Dafür treten aber Vakuolen auf; es scheint also hier ein Abbau stattzufinden. Zum Schluß nehmen auch die

Vakuolen ab, die Kerne haben wieder normales Aussehen. Entweder werden hier Eiweißabbau- oder Stoffwechselprodukte entleert oder diese Zellen können sich nicht entleeren und gehen zugrunde. Zu gleicher Zeit sieht man in Lymphgefäßendothelien ähnliche Bilder, die darauf hindeuten, daß hier Eiweiß zur gleichen Zeit abgebaut wird; das hieße also, daß die rückresorbierte Eiweißsubstanz einesteils in den Hauptstückepithelien selbst, andernteils durch die Lymphgefäßendothelien abgebaut wird. Im übrigen ist festzustellen, daß nicht alle Nephronen gleichzeitig eliminieren und rückresorbieren, sondern nur ein Teil von ihnen arbeitet, während der andere, zum mindesten für die Eiweißrückresorption, inaktiv bleibt.



### Ergebnisse der Untersuchungen

Durch Acetylierung von Rinderserum wurde eine Fraktion von Serumeiweißkörpern geschaffen, die keine Antigenwirkungen mehr haben. Prozentual zur Menge des Blutserums wurden Ratten erhebliche Dosen intravenös injiziert und festgestellt, daß große Mengen Eiweiß nach 24 Stunden abgebaut waren, da entsprechende Mengen Stickstoff im Urin erschienen. Bei sämtlichen, in verschie-

denen Zeitabständen getöteten Tieren fand sich kein Eiweiß im Urin und kein Sedimentbefund. Der Weg eines Teiles des Eiweißes wurde in der Niere morphologisch verfolgt. Es fanden sich homogene Massen in Gefäßen, Glomerulakapselräumen und den Tubuluslumina. Hyaline Tropfen sah man im Epithel der Hauptstücke, die im übrigen nicht alle zu gleicher Zeit funktionieren. Feinste Körnchen oder Granula im Plasma und vor allem in Kernen der Kapselepithelien, Lymphgefäßendothelien, Hauptstückepithelzellen wurden nachgewiesen. In Hauptstückepithelkernen wurden auch Vakuolen gefunden. Alle diese Erscheinungen traten zeitlich sowohl in ihrem Wesen als auch in ihrer Menge in solcher Deutlichkeit auf, daß Rückschlüsse über den Weg des Eiweißes in der Niere und über einen Eiweißumbau in den Zellkernen gezogen werden konnten.

## **Über die Rückresorption von Serumeiweiß in der Säugerniere**

### **Zusammenfassung**

Nach Injektion von acetyliertem Rinderserum zeigten sich bei weißen Ratten charakteristische Nierenveränderungen: Im Plasma der Hauptstückepithelzellen finden sich hyaline Tropfen. An der Kernoberfläche und im Karyoplasma der Hauptstück- und Glomerulumepithelien, sowie der Lymphkapillarendothelien zeigen sich gleichartig gefärbte Granula. Der Zeitpunkt ihres Auftretens und Verschwindens wurde bestimmt.

## **Об обратном всасывании белка сыворотки в почках млекопитающего**

### **Краткое содержание**

После инъекции ацетилированной бычьей сыворотки у белых крыс обнаружены характерные изменения почек: в плазме эпителиальных клеток найдены гиалиновые капли. На поверхности ядра, в кариоплазме эпителиев главной части и клубочков и в эндотелиях лимфатических капилляров показывается однообразно окрашенная зернистость. Установлен срок ее появления и исчезновения.



## The reabsorption of blood protein in the kidney of mammals

### Summary

After injection of acetylated ox serum, white rats presented characteristic changes in the kidney: hyaline drops were found in the plasma of the epithelial cells of the convoluted tubules. The nuclear surface and the karyoplasm of the epithelia of the convoluted tubules and glomerules as well as the lympho-capillary endothelia showed uniformly coloured granules. The moment of their appearance and disappearance was determined.

## Sur la réabsorption de la sérum-albumine dans le rein des mammifères

### Résumé

Après l'injection de sérum de bœuf acétylé, des rats blancs présentaient des altérations rénales caractéristiques: dans le plasma des cellules épithéliales des tubuli contorti se trouvaient des gouttes hyalines. La surface nucléaire et le nucléoplasme des épithélia des tubuli contorti et des glomérules ainsi que des endothélia lympho-capillaires présentaient des granules colorés uniformément. Le moment où ils apparaissaient et disparaissaient, fut déterminé.

### Schrifttum

Randerath, E.: Virchows Arch. **314**, 388 (1947). — Frimmer, M., Lang, K., und Peters, Th.: Z. exper. Med. **116**, 279—290 (1950). — Lang, K., Frimmer, M., Bernert: Z. exper. Med. im Druck. — Hein, A.: Virchows Arch. **301**, 339 (1938). — Kleier, A.: Beitr. path. Anat. **103**, 559 (1939). Havemann, R.: Z. exper. Med. **108**, 635 (1941). — Börger, G.: Frankf. Z. Path. **59**, 182 (1947/8).

## Bindegewebestudien II

# Fibrozytennetz und Achsenfettgewebe des Hahnenkammes unter Trypanblauwirkung<sup>1</sup>

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Von

**Dr. Humberto Fernández-Morán**

Mit 17 Abbildungen im Text

## Inhalt

	Seite
Einleitung . . . . .	282
Material und Methodik . . . . .	284
I. Das Verhalten des mukoelastischen Gewebes bei Trypanblau- reizung . . . . .	285
1. Die Injektionsstelle und das injektionsnahe Gewebe . . . . .	288
2. Das injektionsferne Gewebe . . . . .	302
3. Die Regeneration des Netzes. . . . .	310
II. Das Verhalten der Kammachse bei Trypanblaureizung . . . . .	318
Zusammenfassung . . . . .	324

## Einleitung

Jede Bindegewebsuntersuchung sucht eine Ergänzung ihrer Befunde in der Anwendung bestimmter Reize, die dem bekannten Gewebe ein neues Gesicht geben sollen. Auch beim Hahnenkamm verlohnte es sich, gewisse Reize zu setzen, denn es stand zu erwarten, daß die gereizten Kammfibrozyten sich erst recht von den üblichen Bindegewebszellen unterscheiden würden.

<sup>1</sup> Die erste diesbezügliche Untersuchung erschien in der Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie, Jahrgang 1944.

Das Hervorstechende am Hahnenkamm ist neben der intensiven Gefäßversorgung und dem starken Faserreichtum ein massenhaftes Vorkommen von Bindegewebszellen, die besonders geartet sind. Einmal sind diese Kammfibrozyten ungewöhnlich groß und ausladend, dann besitzen sie eine Unzahl von räumlich verästelten Fortsätzen aller Größen; die feinsten dieser Ausläufer sind fibrillenhaft zierlich und „drahtig“ und wahren stets einen charakteristischen zellgerichteten Verlauf. Die Bindegewebszellen hängen alle miteinander zusammen und bilden ein Netz von seltener Fülle und Zierlichkeit.

Wenn dieses komplizierte Gefüge nun mittels eines Entzündungs- oder eines Trypanblautreizes zerstört wird, dann müßte erfahrungsgemäß eine Sprengung des Syncytiums mit Einziehung der Zellfortsätze die Folge sein. Aber gerade von einer solchen gewaltsamen Kontraktion wäre der augenfällige Beweis der behaupteten Unabhängigkeit der Zellfortsätze von der Interzellulärsubstanz zu erwarten; auch müßte an den entstehenden losgelösten Zellen die Grenze ihrer Einflußzone sowie die Art der syncytialen Verbindung nunmehr deutlich zu sehen sein. Schließlich darf angenommen werden, daß diejenigen Zellen, die den Anprall überstanden haben und das Netz regenerieren sollen, über ganz andere „Flickvorrichtungen“ verfügen müssen, gilt es doch, ein dreidimensionales, kompliziertes Zellnetz wiederaufzubauen und nicht lediglich ein lamellöses Netzwerk wiederherzustellen, wie dies beim bisher studierten lockeren Bindegewebe der Fall ist.

In der Hämatoxylin-Eisenlack-Stückfärbung<sup>1</sup> (Fernández-Morán) besitzen wir eine Methode, die gerade beim Hahnenkamm scharfe Imprägnationsbilder liefert und überdies gestattet, die feineren Vorgänge des Reizgeschehens an der Peripherie der Fibrozyten vollständiger zu erfassen als dies bisher möglich war.

Völlig unerwartet, enpuppten sich die spärlichen Fettläppchen der bindegewebigen Kammachse und überhaupt die gefäßreicheren Bezirke derselben als besonders wichtige Teilnehmer an der allgemeinen Gewebsreaktion nach Trypanblautreizung. Diese Bezirke reagieren auf das Trypanblau mit auffälligen Veränderungen und mit lebhafter Anreicherung einer schon im normalen Kamm vorkommenden charakteristischen Zellart, die hier erst in größerer Zahl auftrat.

---

<sup>1</sup> Siehe Bindegewebsstudie I, Z. Zellforsch. usw. 1944.

Dieser experimentelle Teil der Bindegewebsstudie strebt lediglich eine Erweiterung der histologischen Kenntnisse des Hahnenkammes an, in der Erkenntnis, daß dieses bescheidene sekundäre Geschlechtsmerkmal besonders geeignet ist, zu Bindegewebsuntersuchungen und bei fortschreitender Methodik manche Überraschung noch bringen wird.

### Material und Methodik

Als Reizmittel wurden Trypanblauinjektionen gewählt. Seinem Bau gemäß standen im Kamm zwei Angriffsorte zur Verfügung: sollte das Fibrozytennetz getroffen werden, dann durfte die Trypanblauinjektion nur in den Bereich des muko-elastischen Gewebes zwischen Achse und Stratum vasculosum erfolgen. Galt es dagegen, die Kammachse mit ihren zahlreichen Gefäßen und den spärlichen Fettläppchen dem Reiz zu unterwerfen, dann mußte die Einspritzung direkt in die Achse, am besten an der Kammbasis, stattfinden. Trotz der nahen Lokalisation war die Wirkung des Trypanblaus im muko-elastischen Gewebe grundverschieden von derjenigen in der Kammachse.

Da wir nur über ein begrenztes Tiermaterial verfügen, mußten die Versuchsreihen beschränkt werden. Folgender Weg wurde eingeschlagen:

a) 10 ausgewachsene Institutshähne der Leghornrasse bekamen entweder in die Kammachse oder ins muko-elastische Gewebe ein Depot von 1 bis 4 ccm frischer Trypanblaulösung (0,5 %, 1 %, 2 %)-Merck. Je nach dem Ziel wurde dabei von dorsal her mit einer langen Kanüle in sagittaler Richtung leicht schräg bis zur Basis durchgestoßen, und in dem Maße wie die Nadel zurückgenommen wurde, legte man kleine Depots der Achse entlang. 1, 2, 3, 7, 18, 24, 42, 72, 96 und 168 Stunden später amputierten wir den Kamm und fixierten ihn in toto in Formol, Supi-formeis oder Susa. (Zwei Kontrollversuche zwecks Feststellung der durch Eupaverin hervorgerufenen Gefäßdilatation und ihren Einfluß auf den Zellbestand der Umgebung werden im entsprechenden Abschnitt näher beschrieben.) Leider sind die Zeitangaben nicht ganz zuverlässig, da ein Teil der Versuchshähne unerwartet in kurzer Zeit von einer nicht näher festgestellten Vergiftung (Phosphor?) dahingerafft wurde. Es blieb oft nichts anderes übrig, als das Ableben genau festzustellen, um die Einwirkungszeit des Trypanblaus zu bestimmen. Weder makroskopisch noch mikroskopisch sah man in diesen wenigen Fällen den Kämme die Abkunft vom kranken Hahn an. Ein Kamm, der eigens zu diesem Zweck genau durchgesehen wurde und von einem kürzlich verstorbenen Hahn stammte, zeigte mikroskopisch durchwegs normale Befunde, und nur eine etwas gesteigerte Diapedese im Bereich des Stratum vasculosum wich etwas von der Norm ab. In keinem Fall weisen die Zellen Veränderungen auf, die das Ergebnis der Versuche beeinträchtigen könnten.

Durch entsprechende Schnittführung kann man sich Gewebe aus der Injektionsstelle verschaffen oder aber auch injektionsnahes und



injektionsfernes Gewebe untersuchen. (Wenn die Trypanblauinjektion beispielsweise in die linke muko-elastische Kammhälfte — zwischen Achse und Corium — erfolgte, dann verhielt sich das muko-elastische Gewebe der entgegengesetzten rechten Seite in den ersten Stunden als „injektionsfernes“ Gewebe, denn die dichte Kammachse lag ja dazwischen.)

Die in die Formol fixierten Kammstücke wurden ausgewaschen und in Gelatine nach Heringa eingebettet oder sie wurden vorher der Hämatoxylin-Eisenlack-Stückfärbung unterworfen und dann auf dem Gefriermikrotom geschnitten oder vorher noch in Gelatine gebettet. Bei der Stückfärbung müssen die Präparate des öfteren aus der Farblösung herausgenommen und nachgesehen werden, um den gewünschten Färbungsgrad abzuspannen.

b) Bei der zweiten Versuchsreihe bekamen einige ausgewachsene Hähne der Leghornrasse Trypanblauinjektionen (1 % und 0,5 %, meistens 1 bis 3 ccm), sowohl in die Kammbasis wie in die einzelnen Zacken. Nach bestimmten Zeitintervallen (1, 3, 5, 7, 24, 42, 72 Stunden und 10 Tagen) wurden bestimmte Zacken oder, entsprechend den Basisinjektionen, zentrale Abschnitte abgetragen und sofort fixiert. Auf diese Weise kann an wenigen Hähnen eine große Anzahl Präparate gewonnen werden, die brauchbare Vergleiche zur ersten Versuchsreihe abgeben. Es zeigte sich tatsächlich, daß entsprechende Präparate beider Versuche gut miteinander übereinstimmen. Auch hier kam die Stückfärbung zur Anwendung mit und ohne Gelatineeinbettung. Wo es speziellen Fragen galt, wurde eine Sudan III-Färbung (mit alkoholischer Sudanlösung nach Daddi) sowie eine Färbung mit kolloidaler Sudanlösung nach Romeis (rasche Methode,  $\frac{1}{2}$  Stunde lang zentrifugiert und 2 Stunden Färbedauer) angewendet. Verschiedentlich wurde mit Giemsa- und Dominicifärbung der Schnitte gearbeitet.

Die angestellten Trypanblauversuche erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit, denn sie galten nicht der lückenlosen Erfassung bestimmter Veränderungen, sondern sollten nur einen allgemeinen Überblick des Verhaltens des Hahnenkammes bei Trypanblaureizung vermitteln. Die wichtigsten Befunde lassen sich zweifellos durch größere Versuchsserien sowie die Anwendung feinerer Methoden wesentlich erweitern und vervollständigen. Überhaupt harren hier viele grundlegende Fragen der Beantwortung, und es liegen immer noch keine Untersuchungen vor über das Verhalten des Hahnenkammes bei der Entzündung oder bei der Einwirkung von Kapillargiften wie Arsen oder Colchicin, die gerade beim Gefäßreichtum des Kammes bemerkenswerte Ergebnisse liefern dürften.

## I. Das Verhalten des muko-elastischen Gewebes bei Trypanblaureizung

Nach M a x i m o w (1902, 1906, 1909, 1927) reagieren wohl die Fibrocyten aktiv auf den entzündlichen Reiz, „behalten ihre Eigenart aber durch alle Stadien der Entzündung hindurch fest bei“. In

der nächsten Umgebung eines Fremdkörpers teilen sie sich bereits nach 18 Stunden mitotisch und vermehren sich bis zum dritten Tage. „Dabei werden die Ausläufer wohl eingezogen, das Cytoplasma schwillt an und wird basophil, nach Ablauf der Mitose nehmen aber die Zellen sofort ihre frühere Gestalt mit den platten Ausläufern wieder an“ (Maximow, Handbuchartikel, 1927, S. 531). In den älteren Arbeiten wird hervorgehoben, daß bei Einwirkung starker Reize eine vollständige Abrundung des Fibrozytenleibes mit Bildung kleiner knopfförmiger Auswüchse stattfinden kann (Wjereszinski-Maximow 1916, 1924). Die Fibrozyten sollen an ihrer typischen Kernstruktur ohne weiteres als solche zu erkennen sein.

In den späteren Stadien der Entzündung und im jungen Narbengewebe kommen eigentümlich lange und grobe Fasern an der Oberfläche des Fibrozytenleibes vor; sie färben sich mit Eisenhämatoxylin und sollen bis in die Enden der Ausläufer vorkommen. Maximow (1902) nennt sie Tonofibrillen und bildet sie immer wieder in seinen Arbeiten über die Entzündung ab. Sie sollen von den Fasern der Intercellularsubstanz unabhängig sein und die Folgeerscheinung besonderer Spannungsverhältnisse vorstellen. Bei mit Trypanblau hochgetriebenen Tieren erscheinen in wechselnder Anzahl Farbstoffeinschlüsse in den Fibrozyten in Form von perlschnurartigen Fäden (Tschaschin 1912, v. Möllendorff 1920, Evans und Scott 1921). Bei unmittelbarem Einführen des Trypanblaus in das lockere Bindegewebe nehmen die Fibrozyten große Mengen Farbstoff auf.

Von den neueren Arbeiten über das Verhalten des Bindegewebes unter Trypanblaureizung interessiert uns besonders die Darstellung W. und M. v. Möllendorffs über: „Das Fibrozytennetz im lockeren Bindegewebe, seine Wandlungsfähigkeit und Anteilnahme am Stoffwechsel“ 1926, weil hier mit dem Begriff des Fibrozytennetzes gearbeitet wird unter Versuchsbedingungen, die wir uns zum Vorbild nahmen, um weitgehend Vergleiche ziehen zu können. W. und M. v. Möllendorff führen zwei hinsichtlich ihrer Intensität voneinander zu scheidende Reizfelder vor: die unmittelbare Injektionsstelle, die „wandern“ kann und ein schwartigerfallenes Bild ergibt, sodann die unmittelbare Umgebung der Injektion und schließlich das injektionsferne Gewebe. An der subkutanen Injektionsstelle bei Mäusen und Kaninchen ist schon der wichtige Befund zu erheben, daß „das Fibrozytennetz primär ge-

sprengt wird und in Einzelzellen aufgelöst ist“. Ehe es zu einer richtigen Farbstoffspeicherung gekommen ist, schnürt sich ein Teil der Zellen vom allgemeinen Netz ab, und zusammen mit anderen Polyblasten, die aber gespeicherte Farbstoffgranula und kleinere dunkle Kerne enthalten, bestimmen sie das Bild in den ersten Stunden. Nach zehn Stunden setzt eine Umwandlung der Polyblasten in polynukleäre Formen ein. Nach dem ersten Schock tritt die Abwehrphase in Gestalt der leistungsfähigen polynukleären Zellen in Erscheinung. Diese Phase der höchsten Aktivität wird am dritten Tag durch eine „regenerative Periode“ abgelöst. Im Gewebe sind fast alle Zellen mit Farbstoff beladen, die als „Makrophagen“ gedeutet werden. Mittels eines blasigen, hellen Ektoplasmasaumes fangen sie an, sich auszubreiten, indem eine Ausstoßung des gespeicherten Materials gleichzeitig stattfindet. Hand in Hand mit dieser Reinigung geht eine lebhafte Kernvermehrung einher, die zusammen mit der Ausbreitung und Verschmelzung der Plasmaausläufer am zwölften Tag etwa zur Wiederherstellung des normalen Zustandes führt.

Hinsichtlich der Trypanblauwirkung unterscheidet v. Möllendorff zwei Abstufungen: a) Kleine Dosen wirken auf injektionsfernes Gewebe durch leichte Kontraktion des Fibrozytennetzes und gleichzeitige, gleichmäßige Speicherung desselben. Die stärker beladenen ruhenden Wanderzellen werden als geschwächte Teile des Netzes aufgefaßt. In der Zeit von 24—48 Stunden zeichnet sich das Zytoplasma durch Hervorbringen zahlreicher großer Vakuolen aus. Kommt es zur Ablösung aus dem allgemeinen Netz, dann ist der Regenerationsweg immer der gleiche: über den Makrophagenzustand wird schließlich die Fibrozytenform wieder erreicht.

b) Injektionsnahes Gewebe und injektionsferne Stellen nach Verabreichung einer großen Trypanblaudosis (20 ccm) zeigen eine beträchtliche Zellablösung und eine gesteigerte Vakuolenbildung. „Die abgelösten Makrophagen breiten sich unter teilweiser Entfärbung wieder aus.“

Das Verhalten der Speicherungsbilder verlieren wir bewußt aus den Augen, weil die eine andere Bahn einschlagenden Zellveränderungen im Kamme das Anlegen dieses Maßstabes der jeweiligen Aktivität nicht in diesem Umfang nötig haben. Außerdem erschwert die nicht zu umgehende Überfärbung des Zelleibes die Feststellung der Farbstoffgranula.

Aus den vielen Bildern der v. Möllendorffschen Arbeiten

verdienen die dargestellten Polyblasten und Makrophagen in Hinblick auf spätere Vergleiche durch die „schaumige, vakuolige oder bläschenförmige“ Struktur des Leibes hervorgehoben zu werden. Wo ein Ektoplasma überhaupt in Erscheinung tritt, dann nur in Form des charakteristischen blasigen Saumes. Wichtig ist ferner die Wiederherstellung des Netzes durch die Makrophagen, durch Formen also, die deutlich von der üblichen Fibrozytengestalt abweichen und erst auf dem Umweg einer Reinigung und einer Ausbreitung zu ihr gelangen.

Dem Verhalten nach werden wir am Kamm eine Injektionsstelle samt Umgebung und eine injektionsferne Gegend unterscheiden müssen. Gerade die hier verlaufenden Wegweiser, die Blutgefäße, lassen sich im dicken Schnitt mühelos in den Dienst einer Abgrenzung stellen. Nirgends tritt die typische Form der Kammfibrozyten so in die Erscheinung wie hier bei der Trypanblaureizung, wo die reichgegliederte Zelle eine Antwort gibt, die ganz und gar zu ihrem „Ektoplasmagerüst“ und zu ihren „Zytoplasmafibrillen“ paßt.

#### *1. Die Injektionsstelle und das injektionsnahe Gewebe*

Das blau durchschimmernde Trypanblauedpot im Kamme ist sowohl mechanisch wie chemisch ein Reizherd, dessen Tragweite und Intensität in der nächsten Umgebung gewaltig, in fernerer Kammgegenden aber erst nach und nach ersichtlich wird. Schon das Einspritzen eines körperfremden Stoffes in den ohnehin prallen und kompakten Kamm muß zu größeren Spannungen hier führen. Tatsächlich ist die unmittelbare Injektionsstelle von zersetzter, sulziger Beschaffenheit und von tiefblauer Farbe, ferner von einem diffusen hellblauen Hof umgeben, um so größeren Ausmaßes je länger die Einwirkungszeit bemessen war.

Wird dieser „Trypanblauherd“ sorgfältig herausgeschnitten, in Gelatine eingebettet, gefärbt und dann in Schnitte zerlegt, so kann die unmittelbare Injektionsstelle mikroskopisch untersucht werden. Es bietet sich hier ein Bild der Zertrümmerung: korkzieherartig gewundene Bruchstücke kollagener und elastischer Fasern liegen regellos durcheinander neben verklumpten Schleimgerinnseln. An Stelle des kompakten Kammgewebes finden sich jetzt nur leere Bezirke mit verstreuten Resten des ehemaligen muko-elastischen Gewebes. Von dem komplexen Fibrozytennetz ist nichts mehr zu sehen, und es fällt zunächst schwer, im überfärbten Stückfärbungs-



präparat die einzelnen losgesprengten Fibrozyten auszumachen. Wir machen die interessante Feststellung, daß nirgends in diesem Durcheinander von zersprengten Fasern und geronnenem Schleim Bruchstücke des extracellulären Netzes anzutreffen sind; vielmehr überrascht es zu sehen, wie überall die Fibrozyten trotz ihres „zerfransten“ Aussehens einwandfrei als solche zu erkennen sind und überdies viel reicher mit Fortsätzen ausgestattet sind als zuvor.

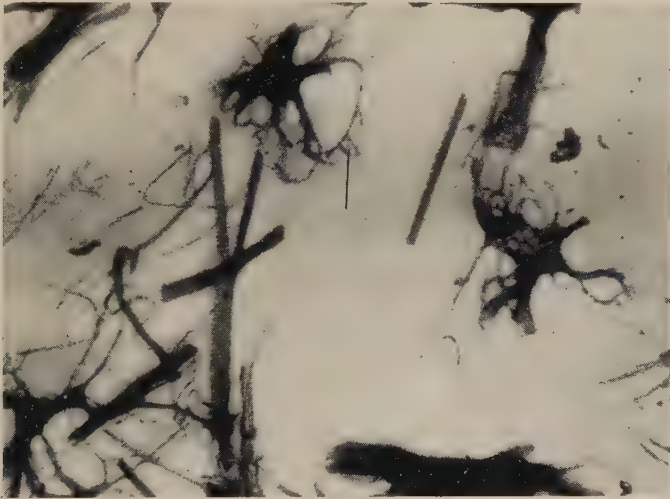


Abb. 1. Zwei versprengte „Fibrozytone“ aus injektionsnahem (unmittelbar an der Injektionsstelle angrenzendem) Gewebe einer amputierten Kammzacke nach Einspritzung von 1 cem einer 1% Trypanblaulösung. 24 Std. nach der Injektion. Der heftige Reiz führte zur allgemeinen Auflösung des Netzes in Einzelzellen, die aber durchaus noch als Fibrozyten zu erkennen sind. Die Ausfransungen, von abgerissenen Zytoplasmafibrillen und hängengebliebenem Schleim herrührend, sind gut zu sehen. Eine Zelle weist mehrere Vakuolen im Leib auf. Die „imprägnationsartigen Bilder“ ermöglichen eine gute photographische Wiedergabe. Stückfärbung mit nachträglicher Überfärbung in Htx-Eisenalaun. 25  $\mu$ . Gelatine-Einbettung. Mikrophoto. Leitz-Panphot.

Apochromat 30 mal. Ok. 8 mal

Schon in diesen übermäßig gereizten Präparaten begegnen wir Formen, die jenes eigene Gepräge tragen, welches in den ersten Tagen des Reizgeschehens das Bild bestimmen.

Aus der Nähe der Injektionsstelle 12 Stunden nach Einspritzung einer 0,5 % Trypanblaulösung seien hier zwei Fibrozyten wiedergegeben (Abb. 1) zur Veranschaulichung der Reizwirkung. Die Silhouettenbilder gestatten eine gute photographische Wiedergabe und erlauben auf den ersten Blick schon, diese Zellen als Fibrozyten anzusprechen, die sich lediglich etwas kontrahiert haben und aus dem Netzzusammenhang gewaltsam herausgesprengt wurden.

Entsprechend dem in drei Ebenen erfolgenden Verlauf der Fortsätze bilden sich bei der gewaltsamen Retraktion lauter plastische „Zellknäuel“, die sich angesichts dieses groben mechanischen Inputs als Einheiten dokumentieren. Wo wir „abgehackten“ Fortsätzen begegnen, da ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß sie beim Schneiden entstanden sind, denn zu viele Präparate zeigen, daß die Fibrozyten alle zugehörigen Ausläufer an sich gezogen haben.

Wenn wir nun nach dem entscheidenden Merkmal fahnden, der die Injektionsstelle des Hahnenkammes in den ersten Dutzend Stunden von derjenigen des lockeren Bindegewebes von Mäusen und Kaninchen, wie sie v. Möllendorff (1926) beschrieben hat, deutlich unterscheidet, so ist es wohl dieser: an der Injektionsstelle bei Mäusen und Kaninchen ist die Mehrzahl der Bestandteile des ursprünglichen Zellnetzes zu kleineren und größeren Rundzellen geworden, die den Polyblasten ähneln. An der Injektionsstelle des Hahnenkammes dagegen finden sich fast nur losgesprengte Fibrozyten, die ihre Ausläufer knäuelartig eingezogen haben und nunmehr die Unabhängigkeit von der Interzellulärsubstanz klar zur Schau stellen. Erst in späteren Zeitabschnitten begegnen wir immer mehr Rundzellen und Formen, die als Polyblasten gedeutet werden können. Entsprechend ihrem verhältnismäßig spärlichen Auftreten spielen sie auch kaum eine Rolle bei der Regeneration des Netzes.

Von allem Anfang an also tragen die Fibrozyten die Hauptlast im Reizgeschehen, und zwar spielt sich dieses Geschehen hauptsächlich an ihrer Peripherie ab.

Einwandfreie Präparate von kontrahierten Fibrozyten kann man natürlich an der Injektionsstelle nicht gewinnen. Diese müssen wir in dem injektionsnahen Gewebe suchen, wo die unmittelbare mechanische Sprengwirkung weniger in Erscheinung tritt.

Aus der Vielzahl von kontrahierten Fibrozyten seien hier drei herausgegriffen, deren Äußeres eine oberflächliche Analyse des Einziehungsvorganges vorzunehmen gestattet.

Auf Abb. 2 sehen wir wieder die Silhouette einer besonders üppigen Zelle. Der tiefblaue, winklig geknickte Leib bildet die Grundlage, von der aus ein kuppelförmig gewölbtes Geäst zahlreicher Fortsätze aller Kaliber sich beiderseits ausdehnt. Am dicken Schnitt tritt die plastische Form dieses Gewölbes besonders hervor, vor allem kann man sehr schön sehen, wie die vielen Ausläufer

ausgiebig untereinander anastomosieren und ein regelrechtes Netz bilden, welches um so mehr auffallen muß, als es auf kleinstem Raum zusammengedrängt ist. Wir brauchen nur diese gedrängte Bildung mit einem Präparat eines normalen Kammes zu vergleichen, um zu verstehen wie diese Reizform zustande gekommen ist. Das ungereizte Fibrozyttenetz wird von den vielen Fibrozytenausläufern gebildet, die kurz nach Verlassen des Zelleibes aus-

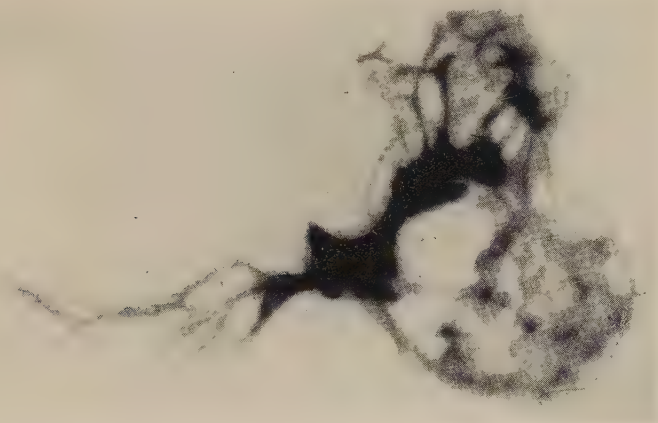


Abb. 2. Kontrahierter Fibrozyt aus injektionsnahe Kammgewebe nach Trypanblaeinwirkung. (24 Std. nach Injektion von 2 cem einer 1%-Lösung.) In seiner normalen, ausgestreckten Form war diese Zelle nur ein kleiner Teil des allgemeinen spinnwebartigen Netzes. Dem umgebenden Gewirr von verschlungenen Fortsätzen und Zytoplasmafibrillen wäre es nicht einmal anzusehen, ob es der Zelle angehört oder nur „extrazelluläres Protoplasma“ darstellt. Unter der Wirkung der Trypanblaeinreizung kontrahiert sich nun der Fibrozyt und zieht dabei den ganzen Reichtum seiner Fortsätze ein. Vom komplizierten, überladenen Netz bleibt nichts mehr übrig und nur solche „Fibrozytone“ wie dieses legen Zeugnis ab von der früheren Fülle des Syncytiums. Gleichzeitig wird damit die Unabhängigkeit der Kammzellen von der Interzellulärsubstanz veranschaulicht. Stückfärbung. 30  $\mu$ -

Leitz Panphot. Obj. 30 mal. Ok. 10 mal nachträgliche Vergrößerung um das Doppelte

giebig miteinander anastomosieren. An dem entstehenden komplizierten Gitter ist die Grenze der einzelnen daran beteiligten Zellen nicht ohne weiteres ersichtlich, denn diejenigen feinsten Ausläufer, die optisch dazu berufen wären, die Zytoplasmafibrillen nämlich, entspringen zwar der äußersten Peripherie der dickeren Zellfortsätze, stecken aber trotzdem die Zellgrenzen nicht augenfällig ab. Das Ganze unterliegt einem fein regulierten Spannungszustand, der nicht zuletzt vom herrschenden inneren Turgor des Kammes bestimmt wird. Wenn nun durch die Trypanblauinjektion künstlich ein Ödem gesetzt wird, dann erwarten wir eine grob-mechanische

Sprengung des Netzes, und es ist das Verdienst des Versuches, denjenigen Weg zu zeigen, den das Netz hierbei nimmt. Möglich wäre es, daß einzelne größere Netzbezirke vermöge ihrer geschützten Lage und größeren Widerstandsfähigkeit „herausgebrochen“ werden, oder vielleicht sind es nur einzelne kleinere „Fibrozytenkomplexe“, die beim normalen Kamm als optisch abgegrenzte Gebilde auffallen. Auf jeden Fall erwarten wir eher, daß der „Hebel

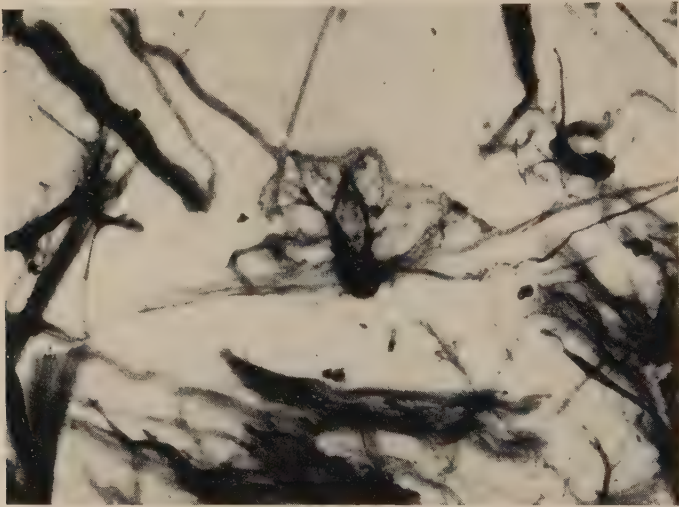


Abb. 3. Makrophagenform aus injektionsnahem Gewebe einer mit Trypanblau gereizten Kammzacke (2 cm einer 1%-Lösung, 28 Std. nach der Injektion). Neben den üblichen „Fibrozytonen“ gibt es auch solche, bei denen auch der Zelleib mit seinem Kern-Endoplasmakomplex mitbetroffen wurde. Der kontrahierte Leib läßt das Geäst der eingezogenen Fortsätze erkennen. Das Ganze scheint mit einem leichten Schleier überzogen zu sein. Im spinnförmig abgekugelten Geäst liegt ein Chromatinklumpchen. Man beachte die korkzieherartig gewundenen Trümmer der Bindegewebsfasern und die betonte Unabhängigkeit zwischen Zelle und Interzellularsubstanz. Stückfärbung mit E-Htx. 30  $\mu$ . Gelatineeinbettung. Mikrophoto-Leitz Panphot. Obj. 30 mal. Ok. 10 mal

des Trypanblaureizes“ an eine größere Fibrozytenzahl als die übergeordneten Einheiten ansetzen wird und nicht an die Einzelzelle.

Anstattdessen geschieht folgendes: Der Trypanblaureiz wirkt sich überall gleichmäßig aus und untergräbt gewissermaßen die „Nahtstellen“ jeder einzelnen Zelle. In dem Augenblick aber, wo die haltende und „ausstreckende“ Wirkung des Ganzen fortfällt, macht sich die Wirkung der jedem Fibrozyten innewohnenden „inneren Elastizität“ geltend und er zieht sich zusammen zu einem Knäuel. Erinnern wir uns zum Vergleich, daß jede Spinne, die rein äußerlich in vielen Einzelheiten den Fibrozyten gleichsieht,



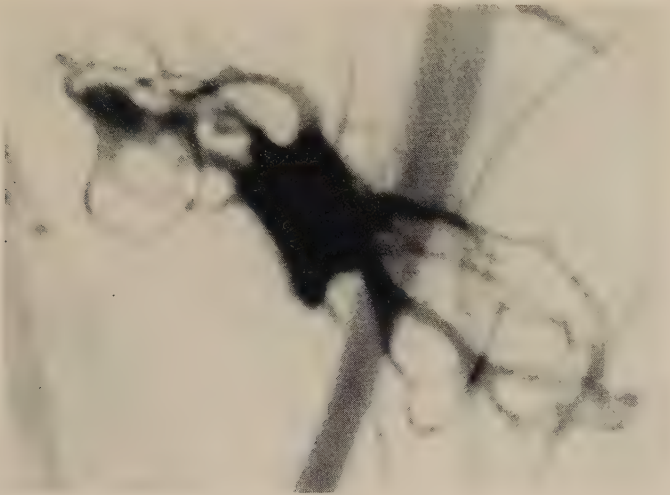


Abb. 4. Kontrahierter Fibrozyt aus injektionsnahem Gewebe einer Kammzacke 24 Stunden nach Einspritzung von 2 cem einer 0,5%-Trypanblaulösung (30  $\mu$  dicker Schnitt, Gelatineeinbettung, E-Htx-Stückfärbung mit nachträglicher Färbung am Schnitt). Die nackten kontrahierten und eingebogenen Ausläufer dieses „Fibrozytons“ geben der Zelle ein bizarres Aussehen. Man kann sich gut vorstellen, wie groß und kompliziert diese Zelle im normalen ausgebreiteten Zustand gewirkt haben mag. Im Gegensatz zu Abb. 2 und 3 hat diese Zelle nichts von dem umgebenden Zellnetz mitgenommen. Photogramm. Leitz Panphot. Obj. 30 mal. Ok. 12 mal. Nachträgliche Vergrößerung um das Doppelte

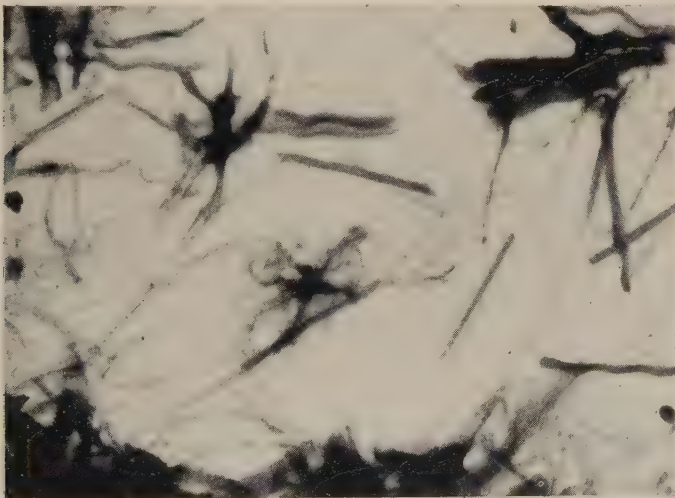


Abb. 5. Kontrahierter Gewebsthrombozyt (?) aus injektionsnahem Gewebe 24 Stunden nach Einspritzung von 2 cem einer 0,5%-Trypanblaulösung. Die dargestellte Reizform hat ganz das Aussehen der abgelösten „Fibrozytone“, nur ist sie viel kleiner. Sowohl Größe und Aussehen stimmen mit den Gewebsthrombozyten im Kamm überein, und der Knäuel von kontrahierten Fortsätzen aller Kaliber zeigt, wie vielfältig die Verbindungen dieser winzigen Gebilde mit dem Zellnetz sind. E-Htx-Stückfärbung mit nachträglicher Schnitffärbung. Dicker Schnitt 30  $\mu$ -Gelatineeinbettung. Mikrophoto. Leitz-Panphot. Obj. 65 mal. Ok. 12 mal. Nachträgliche Vergrößerung

bei einem plötzlichen Reiz sich in genau der gleichen Weise kontrahiert.

Was nimmt nun ein gereizter Fibrozyt bei seiner Kontraktion alles mit? Wir verweisen hierzu auf die Abb. 2 und stellen zunächst fest, daß eine derartige Reizform einen viel größeren Umfang hat wie jede noch so große Zelle im ungereizten Netz. Das vielfältige gewölbeartige Geäst mit seiner Gitterstruktur ist nichts anderes als ein Teil des benachbarten Netzgitters, welches bei der gewaltsamen Kontraktion mitgenommen wurde. Dieser Fibrozyt hat die ganze ihm zugehörige Einflußzone mitgenommen und verdient nun in diesem Zustand als Einheit die Bezeichnung: „Fibrozyton“. Überall in injektionsnahem Gewebe sehen wir lauter solche „Fibrozytone“, die je nach dem, ob wenige „nackte“ Fortsätze (Abb. 4) oder ein dichtes Geäst netzartig verschlungener Ausläufer aller Kaliber überwiegen (Abb. 2 und 3) verschieden aussehen.

Bei Betrachtung der starren Photogramme könnte der Eindruck entstehen, es handele sich hierbei um künstlich entstandene Bilder, die bei der zweifachen Einwirkung des Trypanblaureizes und der nachträglichen Stückfärbung mit E-Htx entstehen. Es muß jedoch betont werden, daß alle vorggeführten Reizformen sich genau so an schonend behandelten und wenig gefärbten Präparaten wiederfinden. Es wurden nur deshalb die imprägnationsartigen Bilder gewählt, weil diese eine bessere photographische Wiedergabe ermöglichen.

So durchgreifend die Veränderungen an der Zellperipherie auch sind, das Zellinnere weist bei den injektionsnahen Zellen in den ersten Stunden der Trypanreizung nur wenige Veränderungen. Das Endoplasma verdichtet sich und weist eine dunklere Färbung auf, manchmal grenzt es sich deutlich ab zu einer spindligen Form, die am Rande der langgestreckten Zellen liegt. Der Kern derartiger Fibrozytone sieht deutlich dunkler aus und weist manchmal Anzeichen einer beginnenden Karyorrhexis auf. Häufiger finden sich jedoch die schon vom normalen Präparat her bekannten Einkerbungen am Zellkern, die ihm einen gelappten Umriß geben. An Präparaten 3, 7, 9 und 12 Stunden nach der Injektion, bei denen eine E-Htx-Stückfärbung nicht vorgenommen wurde, sah man unter den hellblau vitalgefärbten Zellkernen viele mit unverkennbaren Anzeichen einer amitotischen Teilung, so wie sie Benninghoff, v. Möllendorff und andere oft abgebildet haben. Nur in den ersten 24 Stunden sieht man Vakuolen im Zelleib und diese

verhältnismäßig spärlich. Auch der Zelluntergang scheint im injektionsnahen Gewebe nicht allzugroß zu sein, und im Verhältnis zu den unzähligen Bindegewebsfasernbruchstücke begegnet man wenigen Zelleib- und Kernbestandteilen.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die zahlreichen Reizformen winzigen Ausmaßes, die aus einem intensiv gefärbten kleinen bis winzigen Kern mit umgebendem Knäuel von

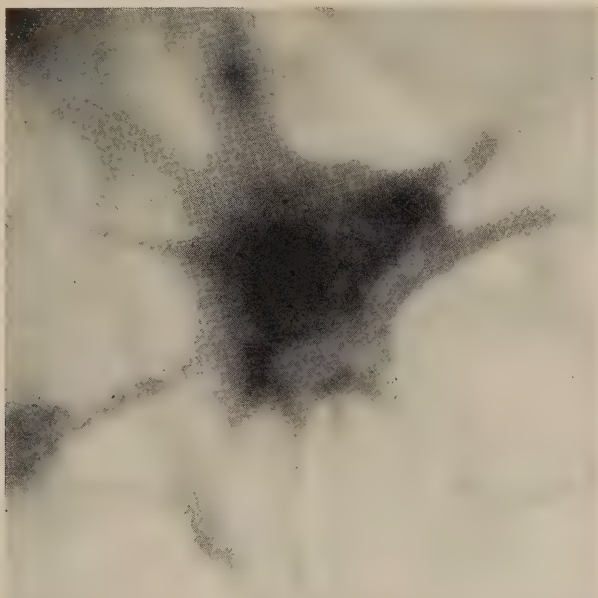


Abb. 6. Kammfibrozyt aus einer Achsenbucht. (Injektionsfernes Gewebe 24 Stunden nach Einspritzung von 2 cem 0,5%-Trypanblaulösung). Die dargestellte Zelle hat anscheinend eine Kernteilung (Mitose?) durchgemacht und läßt die im Leib liegenden zwei Kerne noch deutlich erkennen. Stückfärbung. Dicker Schnitt 25  $\mu$ -Gelatineeinbettung. Mikrophoto. Leitz-Panphot. Obj. 30 mal. Ok. 8 mal. Nachträgliche Vergrößerung um das Doppelte

kontrahierten feinen Fortsätzen bestehen, ganz in der Art der beschriebenen Fibrozytone — nur in Miniaturausgabe. Diese wie kleinste Spinnen aussehende Gebilde wurden zuerst in der Injektionsstelle gesehen und anfangs als Fibrozytenbruchstücke angesehen, die bei dem heftigen Zelluntergang entstanden. Als sie aber auch in dem injektionsnahen Gewebe mit seinen ruhigeren Verhältnissen auftauchten, wurden sie genauer betrachtet. Der intensiv gefärbte Leib hatte das Aussehen der im normalen Kanin beschriebenen Gewebs-Thrombozyten, und da die kontra-

hierten Ausläufer in ihrer Feinheit große Ähnlichkeit mit den Ektoplasmafibrillen aufweisen, die bekanntlich die Verbindung der Gewebsthrombozyten mit dem übrigen Netz herstellen, konnte angenommen werden, daß es sich hierbei höchstwahrscheinlich um gereizte Gewebsthrombozyten handelt. Tatsächlich waren sie meistens in der Nähe von Gefäßen zu sehen. Merkwürdig an diesem Befund ist lediglich die Tatsache, daß diese kleinen Gebilde in der gleichen Art und Weise auf den Reiz reagieren wie ihre viel größeren Ebenbilder, die Fibrozyten.

Eingangs wurde erwähnt, daß sowohl Polyblasten wie ruhende Wanderzellen an der Injektionsstelle und im injektionsnahen Gewebe kaum in die Erscheinung treten. Diese Feststellung betrifft in erster Linie die eigentliche „Fibrozytengegend“ des muko-elastischen Gewebes, denn in Gefäßnähe finden sich zahlreiche Formen, die ohne weiteres mit den ruhenden Wanderzellen identifiziert werden können. Im Verhältnis zur großen Zahl der gereizten Fibrozyten, die ausschließlich das Bild bestimmen, fallen sie jedoch kaum auf.

Dafür tauchen 12 und 24 Stunden nach der Trypanblauinjektion in der Injektionsumgebung massenhaft Rundzellen auf, und zwar hauptsächlich in der Nähe von größeren Gefäßen im muko-elastischen Gewebe. Diese Rundzellen haben alle das Aussehen von Lymphozyten und fallen vor allem durch das zahlreiche Auftreten von „Samenfadenformen“ auf. In der Abb. 7 sind einige derartige samenfadenförmige Rundzellen zu sehen, und an einer Stelle läßt sich deutlich nachweisen, wie eine Rundzelle durch ihren fadenförmigen Ausläufer noch in Verbindung steht mit einer länglichen Zelle (Abb. 8).

Dieser Befund steht nicht vereinzelt da, und seine mannigfachen Abwandlungen im gereizten Kammpräparat erinnern an die gleichartigen Befunde im Jungkamm anläßlich der Ausbildung des muko-elastischen Gewebes. Auf Grund der vielen Übergangsformen wurde seinerzeit im Jungkamm angenommen, daß die Rundzellen aus den Fibroblasten entstehen. Die entsprechenden Bilder in Präparaten des gereizten Kammes könnten auch im Sinne einer Entstehung von Rundzellen aus gereizten Fibrozyten gedeutet werden, wobei in erster Linie die in Gefäßnähe aufgestapelten adventitellen Fibrozyten (als undifferenzierte Mesenchymzellen nach Maximow) als Stammzelle in Frage kommen.



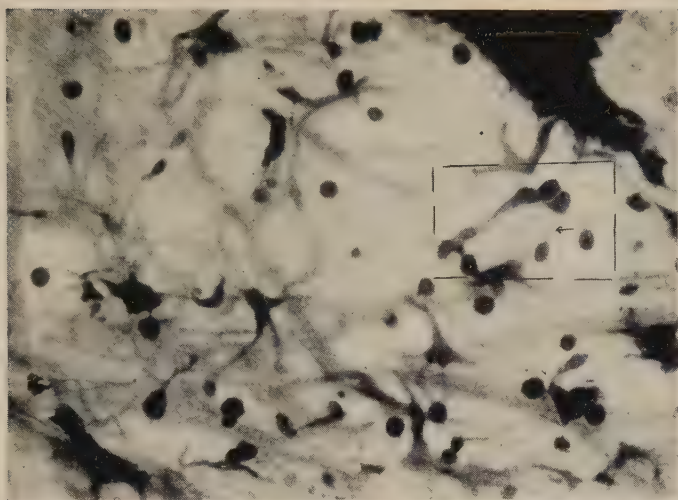


Abb. 7. Ausschnitt eines gefäßnahen Bezirkes einer Kammzacke 32 Stunden nach Injektion einer 1%-Trypanblaulösung. Man sieht zahlreiche Rundzellen (Lymphozyten und kleine Lymphozyten). Oben links sieht man eine deutliche „Samenfadenform“ eines Lymphozyten. Der Pfeil im eingezeichneten Ausschnitt deutet auf die Verbindung zwischen einem Lymphozyten und einem längsgetroffenen Fibrozyten hin. Da das Präparat leicht überfärbt ist, sieht man nur die Silhouetten der Zellen. Dicker Schnitt (35  $\mu$ -Gelatineeinbettung). E-Htx-Stücfärbung mit nachträglicher Schnitffärbung. Mikrophoto. Panphot-Leitz (Obj. Apochromat 30 mal. Ok. 8 mal)



Abb. 8. Ausschnitt der Abb. 7 aufs doppelte nachträglich vergrößert. In der Mitte sehen wir einen länglichen Fibrozyten als Silhouette, der von zwei Lymphozyten überlagert wird. Der Pfeil deutet auf einen Lymphozyten, der noch durch einen fadenförmigen Ausläufer mit den Fibrozyten zusammenhängt. An einem Ende der schmalen Fibrozytenfigur sieht man zwei ovale Verdichtungen, die jedoch nicht als Rundzellen gedeutet werden können

Mit dieser Annahme schließen wir uns einem Gedankengang v. Möllendorffs an, der folgende Präzisierung gefunden hat: „Für uns ist der Monozyt, der kleine Lymphozyt, die zahlreichen Formen von mittleren lymphoigen Zellen eigentlich immer dasselbe: eine aus dem Fibrozytennetz herausgelöste kernhaltige Zytoplasmamasse usw.“ (W. v. Möllendorff, B. G. Stud. V, S. 122).

Allerdings mit dem grundsätzlichen Einwand, daß unsere Beobachtungen immer auf eine Entstehung von Rundzellen aus einzelnen Kammfibrozyten oder Histiozyten und nicht aus einem allgemeinen Fibrozytennetz schließen lassen.

Wichtig war die Erkenntnis, daß die Hahnenkammzellen auf Grund ihrer Außenstellung unter besonderen Umständen die „knetbarsten“ sind, die leicht die äußere Gestalt wechseln und ungezwungen eine Umwandlung durchmachen können.

An mehreren Präparaten von injektionsfernem Gewebe, aber auch in verhältnismäßig „injektionsnahen“ Gewebe mit sichtbarer blauer Durchtränkung nach Injektion von 2 ccm 1% Trypanblaulösung ins muko-elastische Gewebe, ist zufällig ein Befund erhoben worden, dem wir mehr den Wert einer Kuriosität geben. Einige Kammschnitte (Fixierung Formol 1:4) wurden zwecks Darstellung der Fasern mit der Toluidinblaumethode nach Dominici (Orange-Eosin-Toluidinfärbung nach Romeis) gefärbt. Schon bei flüchtiger Darstellung fiel uns das besonders dichte Bild der Faserung im Bereich des muko-elastischen Gewebes auf, welches nur von einer ausgiebigen Mitfärbung des Schleimes herrühren konnte.

Bei Ölimmersionsvergrößerung bot sich ein scharfes eigenartiges Bild. Dort wo sonst nur das homogene Rosa des geronnenen Schleimes zu sehen war, stand jetzt ein bläulich-schwarzes, scharf gezeichnetes Gitter mit einem Maschendurchmesser von weniger wie  $1\mu$ . Der Raster wurde von winzigen Linienstücken gebildet, die mit einer für diese starke Vergrößerung ungewöhnlichen Schärfe und Prägnanz dreidimensional gitterartig verbunden waren. An den Überkreuzungsstellen waren überall punktartige Körnchen zu sehen, die durch Kontrast die Zierlichkeit des Gitters nur noch erhöhten.

Das Muster ist unregelmäßig quadratisch, und in regelmäßigen Abständen werden die Netzabschnitte von dickeren, stark färbbaren Linien abgegrenzt. Daß der seltsame Raster nur zum Schleim gehören konnte, ging aus der Übereinstimmung seiner Lage mit derjenigen des Schleimes hervor, indem er alle Lücken zwischen

den Bindegewebsfasern und den Zellen ausfüllte. Merkwürdigerweise wies es keine größeren Einrisse auf, wie angesichts der Trypanblautreizung zu erwarten gewesen wäre. Dafür zeigt es Faltungen, die — wie bei einem herunterhängenden Mückennetz — in den verzerrten Maschen zum Ausdruck kam.

Der erste Eindruck war der eines Kunstproduktes, der bis in die Einzelheiten hinein einem von Hardy beschriebenen künstlichen Gitter entspricht, das er nach Fixierung von gewöhnlichem Hühner-eiweiß mit Sublimat und nachträglicher Färbung mit Eisenhämatoxylin erhielt. Ähnliche Erscheinungen sind wiederholt von anderen Autoren beschrieben worden.

Am naheliegendsten wäre die Annahme, das Gitter sei das mikroskopische „Äquivalentenbild“ der gerade im Schleim vorherrschenden submikroskopischen Tendenz. Da dieses Gitter nur an Schnitten von Trypanblau-Präparaten, die nachträglich mit der Dominici-Färbung behandelt wurden, zu sehen war, könnte man annehmen, das Trypanblau hätte auf sein Zustandekommen Einfluß. Angesichts der großen Rolle, die der Schleim als Einbettungsmaße der Zellen im Kamm spielt, werden uns viele Vorgänge bei der Reizung erklärlicher, wenn an Stelle der „homogenen“ mukösen Substanz ein derartiges wenn auch nur hypothetisches Gitter angenommen wird.

Die Annahme eines Gitters läßt den Schleim mit einemmal als verhältnismäßig leeren Stoff erscheinen, von dem man sich vorstellen könnte, daß er selbst als „Panzer“ der Zellen diesen einen großen Spielraum läßt. Von Ferguson (zitiert nach Bauer) ist der Einwand erhoben worden, Zellen, die von Fasern und dichtem Schleim umgeben seien, könnten infolge dieses „Panzers“ gar nicht so frei ihre Gestalt wechseln. Vergegenwärtigt man sich die Verhältnisse beim Kamm, in dem so viele Gebilde und darunter vornehmlich das in Schleim eingebettete Fibrozytennetz liegen, so wird erst recht die Forderung Fergusons Gültigkeit haben. Von den mit Trypanblau gereizten Fibrozyten haben wir jedoch gesehen, daß sie sich unbehindert kontrahieren und die absonderlichsten Formen annehmen können. Folglich muß angenommen werden, daß das Trypanblau zuerst den Schleim angegriffen und abgetragen haben muß, ehe es zu den Zellen gelangte, und der dargestellte Raster wäre somit nur eine Etappe des Abtragungsvorganges, dem wir gewissermaßen die Darstellung des „Schleimgerüstes“ verdanken.

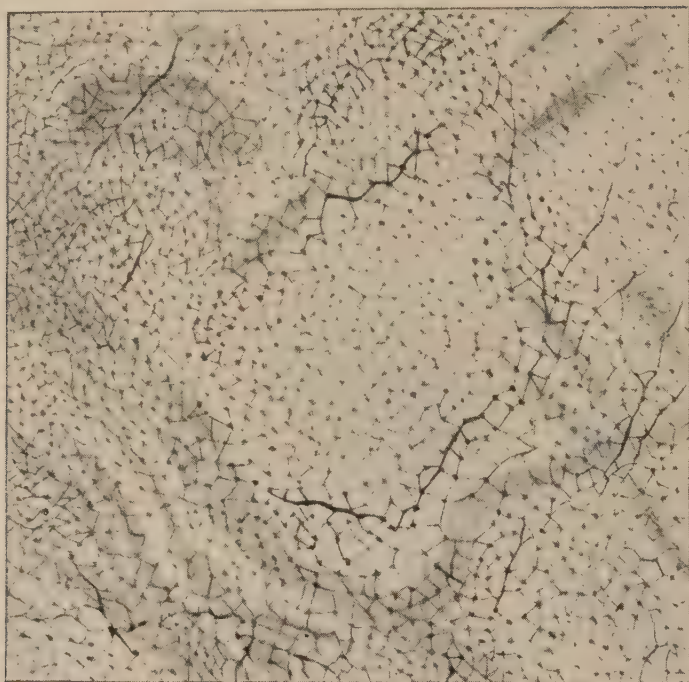


Abb. 9. Ausschnitt der mukösen Substanz bei Ölimmersionsvergrößerung. Fixierung Formol-Färbung Toluidinblau-Eosin nach Dominici. Die sonst homogene muköse Substanz zwischen den Maschen der dichten Kammfaserung erweist sich bei starker Vergrößerung als äußerst feingegliedert, aus scharf gezeichneten „Fibrillennetze“ bestehend. Auf den ersten Blick glaubt man die gleichen rasterartigen Kunstprodukte zu erblicken, die Hardy (1899) nach vorheriger Fixierung von gewöhnlichem Hühnereiweiß mit Sublimat und nachträglicher Färbung mit Eisenhämatoxylin bekommen hat. Im Gegensatz dazu sind die gleichen gitterartigen Strukturen in mehreren Schnitten derselben Serie zu sehen, und zwar überall dort, wo sonst nur die muköse Substanz dargestellt ist. Der Eindruck ist durchaus nicht der eines Kunstproduktes, und es wäre nicht ausgeschlossen, daß dieses Bild gewissermaßen ein „Äquivalentbild“ der ultramikroskopischen Struktur des Schleimes gibt. Besonders stark färbbare Gitterfibrillen umrahmen vieleckige Abschnitte, die ein dreidimensionales feinstes Raster beherbergen. Charakteristisch sind die runden Punkte an den Überkreuzungsstellen, derart, daß an einigen Schnitten nur Ansammlungen von feinsten Punkten zu sehen sind, während die verbindenden Fibrillen unsichtbar sind. Diese Strukturen sind nur bei bester Beleuchtung und stärkster Optik (Ölimmersionsvergr.) zu sehen und bewegen sich in den Bereichen von Bruchteilen eines Mikrons (Gez. E. Börner. Leitz Binokular-Monoobj. Ok. 12 mal. Ölimmer.  $\frac{1}{12}$ )

Erstaunlich ist dabei unter anderem die große Sicherheit, mit der ein Fibrozyt das reiche und weitverbreitete Geäst von Fortsätzen zurückholt, ohne dabei an der Interzellulärsubstanz und an den vielen Bindegewebsfasern und elastischen Fasernetzen hängen zu bleiben. Daß dabei oft Reste des Schleimes an den Fortsätzen hängen bleiben, beweisen die vielen Bilder; dennoch muß man annehmen, daß der Schleim irgendwie vom Trypanblau verändert worden ist, denn sonst müßte er in ausgiebigerem Maße an dem



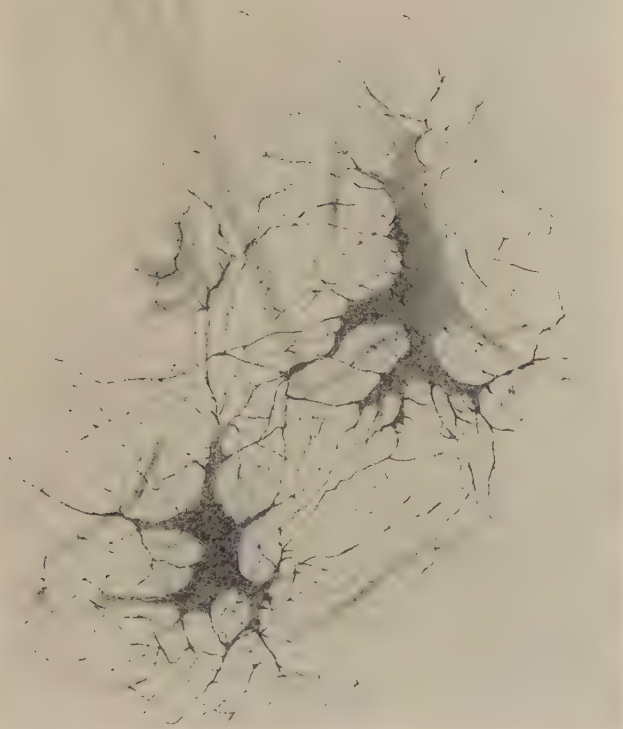


Abb. 10. Zwei Fibrozyten aus injektionsnahe Kammgewebe nach vorheriger Einspritzung von 3 cem 1%-Trypanblaulösung. Stückerfärbung. (52-Stunden-Präparat.) Nach Überstehen des Reizes hatten die Fibrozyten vereinzelte Zytoplasmafibrillen herausgestreckt, die das Netz wiederherstellen sollten. Den ersten Ausläufern sind bald unzählige andere Zytoplasmafibrillen gefolgt, die geradezu die Zellen überwuchern. Daß man hier eine solche Unzahl von Einzelheiten sieht, ist der besonders gelungenen Stückerfärbung zu verdanken, die tatsächlich die letzten Fibrillen herausbringt. Umso mehr muß jedoch hervorgehoben werden, daß trotz „Wucherns“ der Zytoplasmafibrillen die Tendenz ihres Protoplasmabetriebes deutlicher denn je zum Ausdruck kommt: die einzelnen Fibrillen springen nur von Zelle zu Zelle über. Vor allem ist eine Beziehung zur Interzellulärsubstanz nirgends auffindig zu machen. Wichtig ist ferner, daß die Regeneration des Netzes über diese Vorstufen verläuft, und somit von den Fibrozyten und nicht von besonderen Makrophagen gebildet wird. Der Reiz hatte nur die Peripherie der Zellen, das Ektoplasma, abgeschreckt — sonst aber, falls eine gewisse Intensität nicht überschritten wurde, die Fibrozyten in ihrem Kern-Endoplasma-Komplex intakt belassen (Gez. E. Börner. Leitz Biokular-Monoobjektiv Ok. 12 mal. Obj. 65 mal).

(3 mm Apochromat)

sich zurückziehenden Fibrozytenausläufer haften bleiben. Weiter unten werden wir sehen, welche große Bedeutung dem Schleim in seiner zweifachen Rolle als Regler der Oberflächenspannung und als „Glacis“ im Verhalten der Fibrozyten zukommt.

Fassen wir die hervorstechenden Befunde an der Injektionsstelle und im injektionsnahen Gewebe von den ersten Stunden bis zu etwa 48 Stunden nach der Trypanblaeinwirkung zusammen, so ergibt sich:

An der Injektionsstelle großer Zerfall der Bindegewebsfasern und des Schleimes. Das Fibrozytennetz ist zersprengt worden. Neben Zelltrümmern finden sich hauptsächlich kontrahierte Fibrozyten.

Im injektionsnahen Gewebe kann man deutlich die nach Auflösung des Netzes entstandenen „Fibrozytome“ als Gebilde erkennen, die aus kontrahierten Fibrozyten, welche die ihnen zugehörigen Fortsätze eingezogen haben, bestehen. Nur die Peripherie der Zelle ist vom Reiz betroffen worden, wogegen der Kern und das Endoplasma wenig zu Schaden gekommen sind. Polyblasten und ruhende Wanderzellen nur in Gefäßnähe vorkommend und Rundzellen tauchen erst nach einigen Stunden auf, gleichfalls in Gefäßnähe. Die Unabhängigkeit der Zellen von der Interzellularsubstanz in kontrahiertem Zustand ist besonders augenfällig.

## *2. Das injektionsferne Gewebe*

Injektionsfern ist im kleinen Kamm ein sehr relativer Begriff, und dennoch konnte alles als injektionsfern bezeichnet werden, was zwar unter Trypanblaeinwirkung stand, aber den Farbstoff nur abgeschwächt und auf dem Wege der Diffusion empfangen hatte.

Das Studium des derart nur indirekt vom Reiz betroffenen Gewebes (möglichst weit entfernt von der Injektionsstelle) war in zweierlei Hinsicht für unsere Untersuchung von Bedeutung. Einmal konnten die Veränderungen, welche zur Sprengung des Netzes führen, Schritt für Schritt verfolgt werden, denn das dorthin diffundierte Trypanblau stellt einen mildereren, unerschwelligen Reiz dar. Aus dem gleichen Grund werden die Zellen mit dem Reiz eher fertig, und so können beispielsweise bereits nach zwei bis drei Tagen schon die ersten Regenerationserscheinungen beobachtet werden. Dies war besonders deshalb wichtig, weil die plötzliche Sterblichkeit der Hähne die Versuchsreihen auf die ersten Tage der Trypanblaeinwirkung beschränkte.

Betrachtet man einen Schnitt aus injektionsfernem Gewebe in den allerersten Stunden nach der Injektion, so können nach entsprechend sorgfältiger Stückfärbung bei starker Vergrößerung die

ersten Andeutungen des Reizes wahrgenommen werden, ehe überhaupt der färberische Nachweis des Trypanblaus in der Zelle gelingt. An der Peripherie der äußerlich völlig unveränderten Fibrozyten sind nämlich die Zytoplasmafibrillen „zurückgeschreckt“. An mehreren Stellen der Fortsätze werden einzelne kontrahierte Zytoplasmafibrillen sichtbar, die im Gegensatz zu den geradlinig gestreckten benachbarten und noch intakten Zytoplasmafibrillen einen verkümmerten Eindruck machen.

Feinste Glasfäden, die einer Flamme genähert werden, pflegen in einer eigentümlichen Weise zusammenzuschmelzen und sich zu retrahieren. Hier haben wir genau das gleiche Bild vor uns. Es ist schon einmal bemerkt worden, daß die feinsten Zellstrukturen nur dank der günstigen Oberflächenspannungsverhältnisse bestehen bleiben können, die im Kamm durch die Anwesenheit des Schleimes gegeben sind. Wenn nun durch das in noch so geringer Menge hineindiffundierte Trypanblau der Schleim beeinflusst wird, dann werden verständlicherweise die Zytoplasmafibrillen als feinste Anzeiger der Oberflächenspannung zu allererst betroffen.

Je ausgesprochener die Trypanblauwirkung, um so größer wird die Anzahl der kontrahierten peripheren Zytoplasmafibrillen, und schließlich muß diese feinste Verbindung mit anderen Zellen durch Kontraktion sämtlicher peripheren Fibrillen völlig aufgehoben werden. Zu diesem Zeitpunkt sind dann meistens auch die ersten Trypanblaugranula zu sehen.

Ist die Kontraktion in dieser Form angegangen, so folgen bald die nächst feineren Fortsätze und schließlich die mittleren und gröberen Ausläufer, wie die vielen Übergangsbilder zeigen. Wir haben hier den glücklichen Fall einer schrittweisen Erfassung der allmählich vor sich gehenden Kontraktion und Retraktion der einzelnen Netzbestandteile. Mustern wir mehrere Präparate mit den zahlreichen Zwischenstufen dieser Zurückziehung durch, so drängt sich unwillkürlich der Vergleich auf mit den wachsenden Fibroblasten des Jungkammes anläßlich der Geschlechtsreife. Genau so wie einst beim Menschen der Fibroblasten die „Grundform“ der jungen Zelle durch Hervorsprossen der zahlreichen Ausläufer zu einer „Überform“ ausgezogen wurde, werden jetzt in umgekehrter Reihenfolge die Ausläufer eingezogen.

Die feinsten Fortsätze geben gewissermaßen eine Skala ab zur Messung der Oberflächenspannung — ähnlich wie jene Reihe von

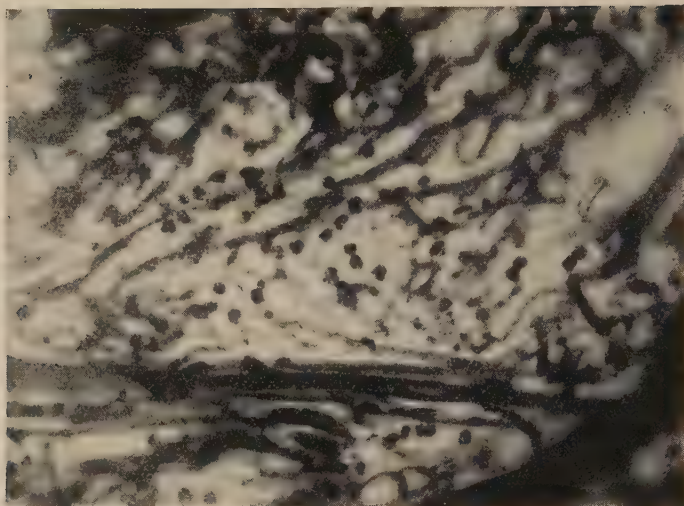


Abb. 11. Sagittalschnitt durch die Kammachse 18 Stunden nach Injektion von 3 ccm 0,5%-Trypanblau-Lösung. Man sieht hier zahlreiche Monozyten inmitten der länglichen kollagenen Fasern. Bei Lupenbetrachtung kann man der Zelle in der Mitte des Bildes zwei Kerne (Amitose?) gut erkennen. Stückfärbung mit E-Htx. Mikrophoto. (Ok. 12 mal. Obj. 10 mal)

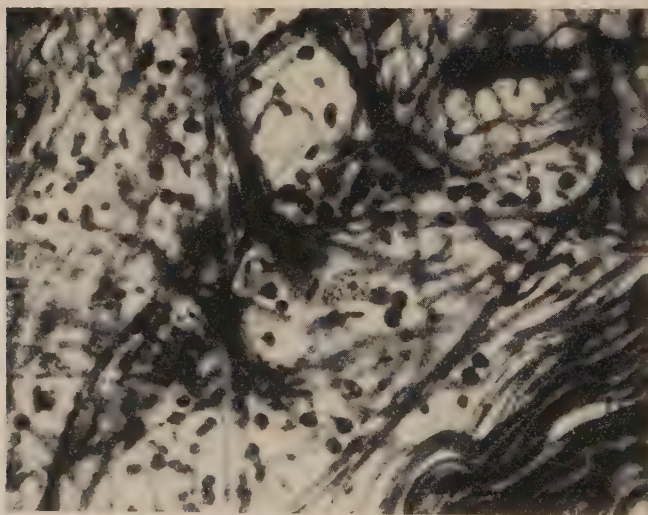


Abb. 12. Sagittalschnitt durch die Kammachse 18 Stunden nach Injektion von 3 ccm 0,5%-Trypanblau-Lösung. Man sieht hier sehr viele, kleine maulbeerartige Zellen, die unter dem Trypanblau-Reiz besonders zahlreich vorkommen. In der Mitte ist eine abgelöste plurivakuoläre Fettzelle zu sehen. Bei dieser kleinen Vergrößerung kann man den maulbeerförmigen Leib der Monozyten nicht sehen, der uns gestatten würde, auf den ersten Blick schon diese Zellen von andern zu unterscheiden. Stückfärbung mit E-Htx. Mikrophoto. (Leitz-Panphot. Ok. 12 mal. Obj. 15 mal)



Tonkegeln, die bei bestimmter Temperatur schmelzen und dadurch den erreichten Hitzegrad anzeigen. Auch hier „schmelzen“ die Zytoplasmafibrillen beim ersten Nahen des Trypanblaus, welcher die Oberflächenspannung verändert (herabsetzt). Die mittleren Fortsätze „schmelzen“ auch noch unter der Wirkung des veränderten Milieus und kontrahieren sich. Für Einziehung der stärkeren Fortsätze bedarf es keiner weiteren äußeren Einwirkung, denn die innere Spannung der Zelle macht sich nun geltend und zieht alles übrige ein, indem sie sich abkugelt. Das Ergebnis sind zahlreiche abgekugelte Fibrozytone, die wie lauernde Spinnen aussehen — „lauernd“ deshalb, weil die Spinnen in diesem Zustand genau jene eigenartige gespannt-gekrümmte Stellung der kugelig angeordneten Glieder zeigen, die den gereizten Fibrozyten eigen ist. Je mehr wir uns dem Reizherd nähern, um so zahlreicher werden die kontrahierten Formen. Schließlich erreichen wir eine Grenze, wo die blasseren injektionsfernen Fibrozytone in diejenigen der injektionsnahen Gegend übergehen.

Daraus ersehen wir, daß die krampfhaft kontrahierten Fibrozytone der Injektionsstelle nicht erst nach gewaltsamer Sprengung durch mittelbare mechanische Einwirkung entstanden sind. Der Vorgang ist vielmehr ein abgestufter und mehrzeitiger, wobei Fibrozyt einzeln die Bindungen zum Netz an den vielen „Nahtstellen“ löste und von vornherein die Tendenz zum Zusammen schrumpfen erkennen läßt.

Die Auflösung des Netzes tritt besonders schön in Schnitten durch die Horizontalebene im injektionsfernen Gewebe 24 und 32 Stunden nach der Injektion hervor.

An solchen Präparaten sind die Zellen längs-getroffen und vielfach nur als schmale Linien sichtbar, wogegen das Netz besonders zur Geltung kommt. Nach einem solchen Präparat zu urteilen, müßte dem Netz eine besondere Fähigkeit als Keimboden für die zahllosen feinen Fortsätze und Zytoplasmafibrillen zugesprochen werden, denn es erscheint unwahrscheinlich, daß eine solche Vielfalt von Ausläufern den wenigen schmalen Zellen ihren Ursprung verdankt.

Um so deutlicher macht sich die Zurückziehung der Fortsätze unter der Wirkung des Trypanblaus bemerkbar, denn überall sind nun Lücken vorhanden, und das reiche, vielfach durchkreuzte Gitter hat sich in einsame Knäuel — mit oder ohne Fibrozyten als Mittelpunkt — aufgelöst.

Als besondere Reizformen traten bereits nach 12 Stunden Zellen in Erscheinung, die mit ihrem runden, tiefschwarzen Kern und dem charakteristischen Zelleib als ruhende Wanderzellen erkannt wurden. Sie weisen große Ähnlichkeit mit den Wanderzellen im Jungkamm auf, nur sind sie viel größer. Da sie in manchen Präparaten in größerer Zahl mit besonderer Bevorzugung der Gefäßnähe auftraten, erweckte es den Eindruck, als würde ein milderer Trypanblaureiz in Gegensatz zu einem allzu starken ihr Auftreten begünstigen. Vielleicht indem ein mäßiger Trypanblaureiz die be-

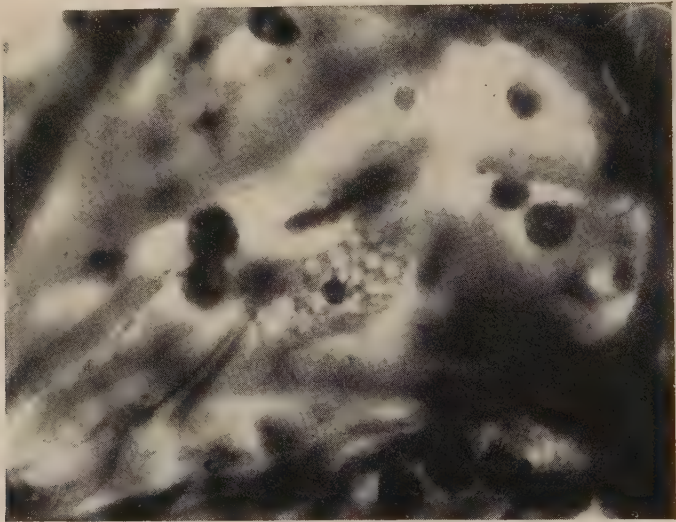


Abb. 13. Die gleiche plurivakuäre Fettzelle der Abb. 12 bei stärkerer Vergrößerung. Man sieht hier deutlich die vielen Fettbläschen, die infolge der Vorbehandlung mit Alkohol leer erscheinen

sonders ansprechbaren Zellen zu einer ähnlichen „sekretorischen“ Tätigkeit reizt, wie dies seinerzeit bei der Jungkammentwicklung zur Zeit des Auftretens vom Schleim der Fall war, wo wir ebenfalls besonders viele ruhende Wanderzellen antrafen.

Überblicken wir die Befunde im injektionsfernen Gewebe bis zu 24 oder 32 Stunden nach der Trypanblauwirkung, die die Ergebnisse am injektionsnahen Kammgewebe sinnreich ergänzen, so sehen wir die Ursachen des Gestaltwandels gereizter Fibrozyten mit anderen Augen.

Ein Vergleich mit den Veränderungen, die sich im lockeren Bindegewebe von Kaninchen und Mäusen abspielen, zeigt das deutlich. Nach W. und M. v. Möllendorff (1926) prägt sich die Wir-

kung größerer Dosen auf injektionsfernes Bindegewebe folgendermaßen aus: genau so wie bei Anwendung kleiner Trypanblaudosen, speichert das ganze Fibrozytennetz primär und gleichmäßig, die Vakuolenbildung im Zytoplasma ist jedoch bedeutend verstärkt. Es wird eine beträchtliche Zellablösung hervorgerufen, die durch „weitere Kontraktion der Reizpunkte“ zustande kommen soll. Man findet große amöboide oder abgekugelte Einzelzellen bei gut erhaltenem Fibrozytennetz. Wir sehen hier sofort, worin der prinzipielle Unterschied zwischen der Wirkung des Trypanblaus auf das lockere Bindegewebe einerseits und auf das Kammgewebe andererseits liegt. Während die Fibrozyten im lockeren Bindegewebe ein lamellöses, breites und weiches Netz bilden, das gewissermaßen eine Fortsetzung des charakteristischen Fibrozytenzytoplasmas darstellt, besteht das Fibrozytennetz im Kamme aus scharf umschriebenen, „harten“ Fortsätzen aller Kaliber bis hinunter zu den zierlichen Ektoplasmafibrillen. Die Kammfibrozyten zeichnen sich durch den Besitz eines ebenfalls „harten“ Leibes mit scharfen Umrissen und langen, fadenförmigen Ausläufern aus. Während das Fibrozytennetz im lockeren Bindegewebe die Trypanblaugranula speichert, reagiert das spinnwebartige Fibrozytennetz des Kammes durch Zurückziehung der feinsten Ausläufer, denen alsbald die nächst stärkeren folgen; eine Speicherung läßt sich nicht feststellen, auch wäre sie schwer denkbar, denn die Unzahl fadenförmiger Ausläufer können unmöglich etwas aufnehmen. Die Kammfibrozyten eignen sich nicht dazu, fremde Kolloide in der gleichen „sekreterischen“ Art der Fibrozyten des lockeren Bindegewebes mit ihrer Blasenbildung zu verarbeiten. Jeder Reiz, der sie treffen will, muß zuerst das „Glacis“ des sie umhüllenden Schleimes überwinden, um sich dann an der Grenze „Schleim-Fibrozytenoberfläche“ auszuwirken.

Und für diese Art der Einwirkung geben die Kammfibrozyten ausgezeichnet Indikatoren ab, denn die feinsten Ausläufer und Ektoplasmafibrillen sind wie geschaffen zur feinsten Aufzeichnung der Oberflächenspannungsverhältnisse. Sie krümmen sich in der gleichen Weise wie feine Glasfäden vor der Flamme, und die Ablösung der Fibrozyten vom Netz vollzieht sich durch systematische Kontraktion der Fibrozytenperipherie, indem die „Nahtstellen“ nacheinander gelöst werden.

In einem Punkt stimmen jedoch die Ergebnisse am lockeren Bindegewebe und im Hahnenkamm sehr gut überein. v. Möllen-

dorff betont, daß es gerade die geschwächten Teile des Fibrozytennetzes sind, die frühzeitig bei Trypanblauanwendung stärker speichern und zu ruhenden Wanderzellen werden. Auch beim Kamm kann man ähnliches verzeichnen, denn am injektionsfernen Gewebe sieht man, wie inmitten des sonst gut erhaltenen Fibrozytennetzes einzelne „Spinnenformen“ als losgelöste und kontrahierte Fibrozyten zu einer Zeit die Wirkung des Reizes zeigen, da die anderen überhaupt nichts oder nur wenig erkennen lassen. Offenbar handelt es sich hier ebenfalls um „geschwächte“

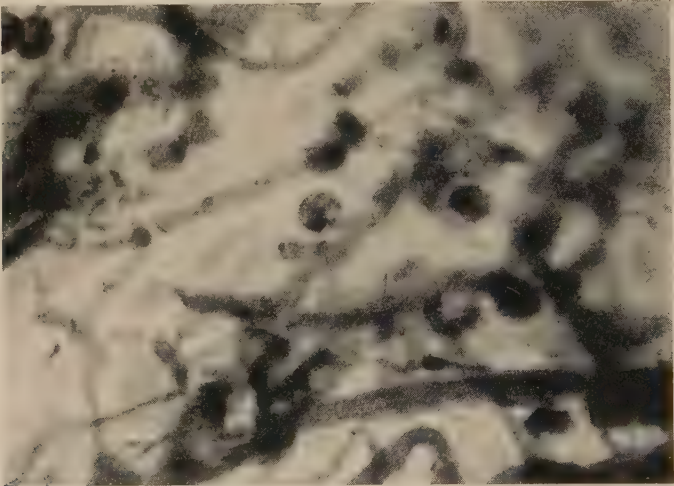


Abb. 14. Einzelner Monozyt aus der Nähe eines Fettläppchens in der Kammachse 24 Stunden nach zentraler Injektion von 3 cem 0,5%-Trypanblaulösung. Es handelt sich um eine größere Monozytenform, die das Trypanblau besonders stark gespeichert hat. Der bläschenförmige Leib tritt hier zurück durch die Einlagerung von Trypanblau und stark lichtbrechenden Körnchen. Nativpräparat in Gelatine eingebettet. Mikrophoto. (Leitz-Panphot. Ölimmersion. Ok. 8mal)

Teile des Netzes, und es macht keinen grundlegenden Unterschied aus, daß diese geschwächten Zellen im Kamm „Fibrozytone“ und keine Wanderzellen oder Makrophagen-Formen sind, denn beide stehen in einem gewissen Äquivalenzverhältnis zueinander. Bei der verhältnismäßigen Armut des Kammes an ruhenden Wanderzellen spielen die Fibrozyten ohnehin die Hauptrolle. Mit diesem Unterschied im Sinn kann man das „klassische Bild des vitalgefärbten Gewebes“ mit seinen großen amöboiden und abgekugelten Einzelzellen bei gut erhaltenem Fibrozytennetz (v. Möllendorff) auch im mit Trypanblau gereizten Kamm sehen, bei dem ebenfalls losgelöste Einzelzellen, die „Fibrozyten“, und in ge-



ringer Anzahl echte amöboide „Makrophagen“ bei gut erhaltenem spinngewebsartigen Fibrozytennetz anzutreffen sind. Die Trypanblauspeicherung konnte bei unseren Versuchen nicht genügend berücksichtigt werden, es ist aber trotzdem anzunehmen, daß das Speicherungsverhalten des Kammfibrozyten nicht wesentlich von demjenigen des lockeren Bindegewebsfibrozyten abweichen wird — nur das Netz als solches speichert im Kamme nicht, und die Wirkung des Trypanblaus prägt sich bei den Kammfibrozyten — wie wir sehen — ganz anders aus.

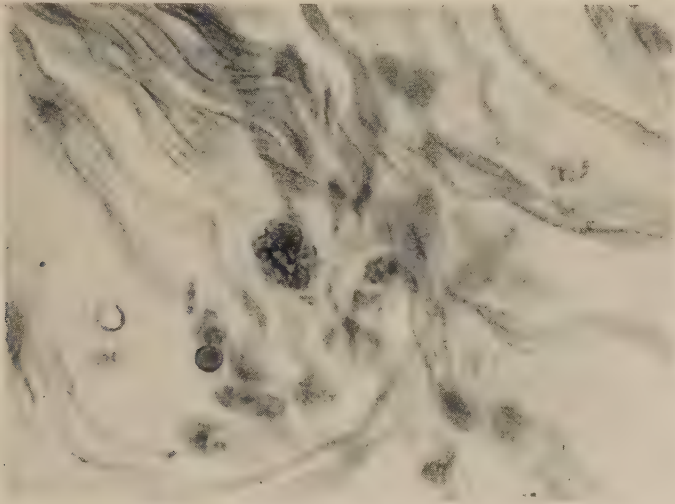


Abb. 15. Abgespaltene plurivakuoläre Fettzelle aus einem Sagittalschnitt durch die Kammachse 9 Stunden nach Injektion von Trypanblau. Sudan-III-Färbung. Unter der Wirkung des Trypanblaureizes lösen sich die plurivakuolären Fettzellen leichter vom Fettläppchen wie die univakuolären Zellen. Sie liegen dann frei im Gewebe und kommen in allen Größen vor bis zu kleinsten Formen wie diese hier, die nur drei mal so groß wie ein Erythrozyt ist. Mikrophoto. (Leitz-Panphot. Ok. 8 mal. Obj. 30 mal)

Die Wirkung größerer Trypanblaudosen auf injektionsfernes Bindegewebe zeigt bei Mäusen und Kaninchen nach v. Möllendorff noch folgende Veränderungen: Die Lochkerne des Mäuse-Bindegewebes bilden sich vielerorts zum typischen Leucocytenkern um und „können sogar das Maß der Oberflächenvergrößerung dieser Kernform durch Bildung polynukleärer Formen noch erheblich steigern“ (zitiert nach W. und M. v. Möllendorff, 1926). Wie wir hier sehen, spielt der Kern der Zellen eine große Rolle im Reizgeschehen, und das Bedürfnis nach Vergrößerung der Kernoberfläche führt zur Bildung von polynukleären Formen. Im

Gegensatz dazu beteiligen sich die Zellkerne der Kammfibrozyten bei Trypanblauwirkung nur wenig an der allgemeinen Formveränderung. Zwar findet man in späteren Stadien viele runde, tiefschwarze Kerne, die meistens ruhenden Wanderzellen angehören, doch dies nur ausgesprochen in Gefäßnähe. Die polynukleären Formen aber, die bekanntlich beim Jungkamm in eigenartigen Typen häufig vertreten waren, sieht man im erwachsenen gereizten Kamm nicht wieder. Überhaupt gewinnt man den Eindruck, daß die Kontraktion der Kammfibrozyten bei Reizung nicht zuletzt darauf hinzielt, ihre Oberfläche möglichst zu verkleinern und damit indirekt das Innere der Zelle, den Kern-Endoplasma-Komplex, vor Schaden zu bewahren. Dies gelingt auch, und die Peripherie, das „Ektoplasma“ der Zelle fängt die Wucht des Trypanreizes allein auf. Dieser Erfolg ist wiederum nur durch die Anwesenheit des dichten, trägen Milieus, des Schleimes nämlich, möglich.

### *3. Die Regeneration des Netzes*

Im Zuge der Parallelen, die wir zwischen gereiztem lockeren Bindegewebe und Kammgewebe ziehen, wenden wir uns nun der Wiederherstellung des durch das Trypanblau zerstörten Zellnetzes.

An der Injektionsstelle im lockeren Bindegewebe von Mäusen und Kaninchen kommt es nach v. Möllendorff bereits nach einigen Tagen zur Regeneration. Im sehr zellarmen Bindegewebe breiten sich die abgerundeten Zellen wieder aus, beginnen sich zu teilen und schreiten durch Aussenden von Fortsätzen zur Wiederherstellung des Netzes. Erst jetzt beginnt die Verarbeitung des Farbstoffes, indem geschädigte Zytoplasmabezirke in große Vakuolen eingeschlossen werden, die sich später nach der Oberfläche zu öffnen und die unverdauten Reste wieder ausstoßen. Auch im injektionsfernen Gewebe breiten sich die Makrophagen unter Ausstoßung des Farbstoffes wieder aus und streben der Fibrozytenform wieder zu.

Im injektionsfernen Gewebe des Kammes, 42 Stunden nach der Injektion, machten sich zuerst die Anzeichen der Regeneration bemerkbar. Daß die Wiederherstellung so bald im Kamm erfolgt, liegt vor allem an dem großen Gefäßreichtum dieses Gebildes, welches es befähigt, viel schneller mit einem Reiz fertig zu werden wie beispielsweise das lockere Bindegewebe.



Abb. 16. Ausschnitt aus einem perivaskulären Fettläppchen im Sagittalschnitt der Kammachse 24 Stunden nach Trypanblauinjektion. Man sieht mehrere Monozyten mit den zahlreichen Bläschen (die hierdurch die Stückfärbung „leer“ erscheinen, während sie im Präparat mit Trypanblaugranula und lichtbrechenden Körnchen angefüllt sind). In der Mitte ein Fettzellenkomplex mit einer noch seßhaften plurivakuolären Fettzelle (pl. F.), während seitlich davon eine abgelöste plurivakuoläre Fettzelle (x) zu sehen ist. Die beiden plurivakuolären Fettzellen geben eine deutliche Fettreaktion mit Sudan III, während die Monozyten erst nach Anfärbung mit kolloidaler Sudanlösung nach Romeis kleinste „Fettstäubchen“ erkennen lassen. (Gez. E. Börner. Leitz-Manokular-Öl-immersion-Ok. 6 mal)

An guten Präparaten sehen wir in der Umgebung der Gefäße schon bei kleiner Vergrößerung den auffallenden Reichtum an Zellen vom Aussehen der ruhenden Wanderzellen. Ihr Zelleib zeichnet sich durch die große Anzahl von kleinsten Vakuolen und durch ein eigenartiges „staubiges“ und „veraschtes“ Aussehen aus. Hier müssen wir wieder an die zahlreichen histiocytären Wanderzellen des Jungkammes beim Auftreten des muko-elastischen Gewebes denken. Diese Wanderzellen traten in Gefäßnähe gehäuft auf zu einer Zeit, da unter hormonaler Einwirkung der Schleim das Gewebe zwischen Stratum vasculosum und Achse durch sein

Auftreten zum muko-elastischen Gewebe umformte; sie wurden infolgedessen in Beziehung gesetzt zum Auftreten des Schleimes. Ob die Wanderzellen nach Art einer sekretorischen Tätigkeit an der Bildung des Schleimes beteiligt sind, oder ob erst das Auftreten des neuen „Schleim-milieus“ eine Krise heraufbeschwörte, der sie sich anzupassen trachten, blieb damals unbeantwortet. Auch jetzt kann mit Hilfe der Mucinfärbung (Mucicarmin nach P. Mayer) lediglich eine größere „Schleimdichte“ und eine zunehmende Schleimdurchtränkung des bisher verhältnismäßig leeren Gewebes festgestellt werden. Das Wiederauftreten des Schleimes nach seiner durch das Trypanblau hervorgerufenen Abtragung in der ersten Zeit steht in Einklang mit unserer Ansicht, daß alle Veränderungen der Fibrozyten erst auf dem Umweg des „Schleim-milieus“ zustande kommen können. Gerade die rekonvaleszenten Fibrozyten haben die gleichmäßige Schleimpanzerung nötig, um unter ihrem Schutz die komplizierte Wiederentfaltung zu vollführen.

Abgesehen von den „gefäßgebundenen“ ruhenden Wanderzellen gibt es im injektionsfernen Gewebe zwei oder drei Tage nach der Injektion fast nur Fibrozyten. Nur sind die jetzt vertretenen Formen nicht mehr die „Fibrozytone“ von ehemals mit ihrem üppigen Geäst rasterartig durchwirkter Fortsätze. Es finden sich jetzt nur noch Zellformen, die alles Überflüssige, ob es Ektoplasmafibrillen, netzartig verschlungene Ausläufer oder kontrahierte Netzbestandteile sind, abgestreift haben. In Analogie zu den Makrophagen des lockeren Bindegewebes, die unter Eröffnung ihrer Vakoulen und Abstoßung ihres Saumes sich wieder ausbreiten, entledigen sich nun die Kammfibrozyten aller „abgestorbenen“ Teile und stehen auf einmal merkwürdig nackt da. Diese überall herumliegenden Zelleibreste lassen deutlich noch Einzelheiten wie die zusammengeschrumpften feinen Ausläufer und Zytoplasmafibrillen erkennen, sie nehmen sich ganz anders aus wie die „unverdauten Reste“, die die Makrophagen des lockeren Bindegewebes bei ihrer Reinigung ausstoßen. Außerdem wimmelt es von kleinsten Chromatinklümpchen, die von den vielen zugrunde gegangenen Zellen stammen. Die Interzellulärsubstanz ist ausgesprochen spärlich, und nur die leicht gewellten kollagenen Fasern sowie dünne elastische Fasernetze bilden den Hintergrund.

Die Immersionsvergrößerung erschließt uns ein in seiner Feinheit unvergeßliches Bild, das wir beschreiben wollen indem wir



zu einem Vergleich greifen, der es dem unbewaffneten Auge gestattet, die Zierlichkeit des mikroskopischen Bildes an einem Modell noch einmal zu erleben.

Die Fibrozyten sind durch die Eisen-Hämatoxylin-Färbung am Stück ein wenig geschrumpft und nur so weit überfärbt, daß die Umrisse in aller Deutlichkeit hervortreten. Diese Umrisse sind überall die gleichen: lauter sägeartige Zacken und kurze, scharfe

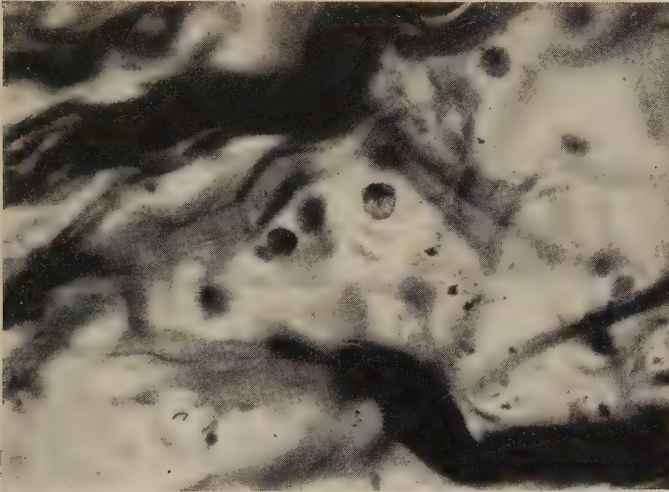


Abb. 17. Monozyt (Jugendform) aus einem Flachschnitt durch die Kammachse 18 Stunden nach Anlegen eines Trypanblaudepots (3 ccm einer 1%-Lösung) an der Kambasis. Neben den vollentwickelten Morozyten mit größerem Kern und einem bläschenreichen, üppigen Leib gibt es außerdem zahlreiche Vorformen mit kleinem Kern und spärlichem, nicht einmal kugeligem Körper. Sie kommen hauptsächlich in unmittelbarer Kapillarennähe vor und sind stets am Rand und in den Spalten zwischen den Fettzellen anzutreffen. Allem Anschein nach entstammen derartige Typen (und vor allem die noch kleineren, frischeren, die fast kein Zytoplasma haben) direkt den Retikulumzellen. Erst nach und nach wird die Zelle älter und üppiger, obwohl beispielsweise die Speicherung auch in solchen Zellen intensiv stattfinden kann. Stückfärbung. (Photogramm Leitz-Panphot.-Apochromat. Obj. 60mal Ok. 10mal)

Bögen begrenzen die einst bizarr ausladenden Zellausläufer zu regelmäßigen Vielecken. Vor allem die immer wiederkehrenden Spitzen sind es, die in ihrer regelmäßigen Anordnung den Vergleich mit einem Distelblatt (*Cnicus benedictus*) aufdrängen.

Distelblatt und rekonvaleszente Fibrozyten stimmen in ihrem Äußeren restlos überein: die Grundlage stellen wenige große Spießformen dar, zu einer einzigen länglichen Form zusammengewachsen. Jede einzelne Spießform sticht mit einer großen Anzahl dornartiger steifer Spitzen tief in die Umgebung hinein; aber nicht

genug damit, wird der freie Zwischenraum auch noch mit vielen unvorstellbar feinen Spitzen ausgestattet, derart, daß der ganze Umriß sich in lauter Spitzen aller Größen verliert. Dazu ist das Ganze eigentümlich „eingerollt“, und es scheint, als ob die Verlängerung jeder Spitze nach innen die imaginäre Achse abgegeben hätte, um die sich die vielen Schwenkungen des Leibes vollführten. Um den Vergleich zu vervollständigen, bliebe nur noch der Hinweis, daß ein Blick von oben auf einen Distelzweig die verschiedenen untereinander angeordneten Blattpaare ungefähr in jener Anordnung zeigt, die die Fibrozytenlagen im dicken Schnitt einnehmen.

Man denke sich nun ein beliebiges Distelblatt durch kaum sichtbare Fäden, Spinnwebfäden etwa, mit einem tiefer stehenden Blatt derart verbunden, daß nur die Spitzen die Fäden abgeben. Das heißt: der rege Fadenaustausch, denn der ganze Leib mit seinen zahllosen Spitzen wird daran teilnehmen, vollzieht sich nur zwischen den entsprechenden Spitzen der beiden Blätter. Und zwar müssen die Fäden als folgerichtige Verlängerung der Spitzen verschiedene Dicke haben.

Ergänzt man sich das Ganze durch die Annahme immer zahlreicherer Durchkreuzungen und gitterartiger Verbindungen der Fäden untereinander, und denken wir uns ferner nach und nach alle Distelblätter in diesen Vorgang einbezogen, so gelangen wir schließlich zu einem Komplex von täuschender Ähnlichkeit mit den Verhältnissen des sich neubildenden Fibrozytennetzes. Ja, man könnte sogar den Vergleich weitertreiben, indem die tiefschwarzen dunklen Punkte, die an den Schnittpunkten des Gitters im zarten Fibrozytennetz auftreten, mit Tautropfen, die an den gleichen Stellen im feinen Spinngewebe zwischen den Distelblättern prangen, gleichstellt.

Nach dem soeben gegebenen Vergleich bleibt kaum was noch zu beschreiben am eigentlichen Präparat des injektionsfernen Kammgewebes, so genau stimmt das Modell mit dem Original überein. Nur denke man sich die Beibehaltung aller feinen Kontraste selbst in diesen mikroskopischen Bereichen!

Das Bild bedarf noch folgender Ergänzung: In den Kamm-schnitten sieht man nicht nur Fibrozyten, sondern auch Gewebsthrombozyten und Klasmatozyten. Bei genauerer Betrachtung läßt sich einwandfrei nachweisen, daß Klasmatozyten, Rundzellen und Gewebsthrombozyten in der gleichen

Weise mittels zierlichster Zytoplasmafibrillen mit den sich ausbreitenden Fibrozyten zusammenhängen. Das allgemeine Netz ist hier erstmalig nach der Zerstörung durch den Trypanblaureiz in einer sehr zarten, beinahe als zerbrechlich anmutenden Art wiedererstanden.

Wir wohnen hier dem komplizierten Vorgang der Zellausbreitung bei, wie er sich vielleicht in der gleichen Weise schon einmal bei der Entwicklung des muko-elastischen Gewebes im Jungkamm abgespielt haben mag. Er wird ungefähr so vor sich gegangen sein, daß mit dem Wiederauftreten günstiger „Milieuverhältnisse“ durch das Neuhervortreten des Schleimes die empfindlichen Zytoplasmafibrillen von den „Wachstumsspitzen“ der Fibrozyten ruckartig ihren Weg genommen haben werden. Dieser Weg führt geradlinig in der vorgezeichneten „Potentiallinie“ des hypothetisch angenommenen Protoplasmafeldes zur Wachstumsspitze der nächsten Zelle. Der „Protoplasmatrieb“ der Zytoplasmafibrillen wird durch die klaren Regenerationsbilder der Fibrozyten überzeugend vorgeführt, denn anders läßt sich das Zielbewußtsein, mit der die Zytoplasmafibrillen unbeirrbar auf die Zellen zugehen, nicht deuten. Das gleiche wiederholt sich überall, und das Ergebnis sind schließlich die spinngewebsartigen Netze zwischen den Zellen, die nur bei starker Vergrößerung zu sehen sind. Die vielfachen Überkreuzungen entstehen durch die intensive Durchdringung der räumlich gelagerten Fibrozyten mit ihren zahlreichen Fibrillen.

Wie verschieden sind die eben beschriebenen Regenerationsstadien von denjenigen der Makrophagen im lockeren Bindegewebe der Nager. Dort handelt es sich wirklich um eine Ausbreitung der Makrophagen mit ihren dicken, zytoplasmatischen Fortsätzen; bei den Kammfibrozyten dagegen sind es zierliche Fibrillen, die zuerst eine feine, kaum sichtbare Brücke schlagen müssen ehe sie die dickeren Fortsätze nach sich ziehen. Es mutet so an, als sei das Protoplasma der Fibrozyten mit einer besonderen „fadenziehenden“ Fähigkeit ausgestattet und als gingen die rekonvaleszenten Fibrozyten ebenso zu Werke wie die Spinnen.

Zu einer späteren Zeit (50, 72 und 96 Stunden) beobachten wir weitere geringfügige Veränderungen in den Fibrozyten. Der Abstand zwischen den einzelnen Zellen ist kleiner geworden, und die Wachstumsspitzen haben inzwischen das Aussehen von regelrechten Fortsätzen angenommen. Das Netz wird nach wie vor fast ausschließlich von Zytoplasmafibrillen gebildet. Man gewinnt

jedoch den Eindruck, daß der erste empfindliche Rohbau an einigen Stellen durch dickere und stabilere Bestandteile, die nachziehenden mittleren und größeren Fortsätzen nämlich, abgelöst wird.

Bei anderen und zwar bei den größeren Fibrozyten läßt sich ein abweichendes Verhalten konstatieren. Wird beispielsweise ein 55stündiges injektionsnahes Gewebe mit der Stückfärbung überfärbt, dann erheben wir folgenden Befund.

Die Fibrozyten verharren in ihrer „Distelform“, sie sind förmlich umwuchert von den scharf hervortretenden Zytoplasmafibrillen, die ihre geordnete, verbindende Tätigkeit aufgegeben haben und aus allen Ecken und Enden hervorsprießen (Abb. 10). Bestimmte Keimpunkte der Peripherie, die „Wachstumsspitzen“, geben sich durch die stärkere Fibrillenkonzentration als solche zu erkennen.

Wird ein solches „Wucherungsstadium“ durch weitere Überfärbung noch deutlicher zur Darstellung gebracht, so kann man überrascht feststellen, wie noch viel mehr Fibrillen als ursprünglich dargestellt überall am Rande der Fibrozyten auftauchen und scheinbar frei in der Umgebung enden.

Beim Anblick dieser überreichen Zellen meldet sich zum erstenmal der Zweifel, ob die Zytoplasmafibrillen doch noch mit einer Faserungstätigkeit der Fibrozyten zusammenhängen. Bei näherer Betrachtung läßt sich die vertretene Ansicht einer strikten zellgebundenen Tätigkeit der Fibrillen aufrecht erhalten, denn die freientenden Zytoplasmafibrillen entpuppen sich als zu Fibrozyten zugehörig, die nicht mehr im Schnitt getroffen werden konnten. Den endgültigen Beweis könnte man dadurch liefern, daß man die Zellen in diesem Stadium nochmals mit Trypanblau reizt und sie dadurch zwingt, die vielen Zytoplasmafibrillen ein zweites Mal einzuziehen.

In späteren Stadien (4, 6 und 8 Tage) beobachtet man sowohl an injektionsfernen Präparaten wie an verhältnismäßig „injektionsnahen“ Stellen eine weitgehende Wiederherstellung des Fibrozytennetzes in seiner ursprünglichen Form. Die Distelblattformen der Fibrozyten sind kaum noch vorhanden, und die Zytoplasmafibrillen treten bei weitem nicht mehr so zahlreich auf wie in den ersten Regenerationsstadien. Wucherungsformen wie die oben beschriebenen sind überhaupt nicht mehr vorhanden, so daß anzunehmen ist, daß ein übermäßiges Auftreten der Zytoplasmafibrillen in dieser Form eine Ausnahme darstellt.



Von diesem in großen Zügen angedeuteten Regenerationsweg machen alle gereizten Fibrozyten im Laufe der Zeit Gebrauch, und etwaige Abweichungen sind meistens nur die Folge regionärer Unterschiede in der Bindegewebsfaserdichte und dem Gefäßreichtum sowie der Intensität des Trypanblautreizes.

Überblicken wir zum Schluß die Ergebnisse der Trypanblautreizung im muko-elastischen Gewebe des Kammes, so erscheinen uns folgende Befunde bemerkenswert:

a) An der unmittelbaren Injektionsstelle als dem Ort des intensivsten Reizes stellen wir eine vollständige Zerstörung des bindegewebigen Zusammenhanges und einen allgemeinen Zelluntergang fest. Das Fibrozytennetz ist gesprengt worden und in Einzelzellen aufgelöst, die einwandfrei als Fibrozyten zu erkennen sind. Diese Zellen weisen überall „Spinnenformen“ auf und sind durch maximale Kontraktion der zahlreichen Fortsätze entstanden. 18 und 24 Stunden nach der Injektion treten an der Peripherie der Injektionsstelle, vorwiegend in Gefäßnähe, viele Rundzellen auf. Die Regeneration des Zellnetzes beginnt in einigen Tagen und spielt sich hier genau so ab wie im injektionsnahen und -fernen Gewebe.

b) Im injektionsnahen Gewebe können die Fibrozytenreizformen, die „Fibrozytone“, eingehend studiert werden. Es zeigt sich, daß unter der Wirkung des Trypanblautreizes die Ausläufer der Fibrozyten abgeschreckt wurden. Bei der Kontraktion nehmen sie dann die vielfältigen Verbindungen von feinsten und mittleren Fortsätzen, die das Netz bilden, mit sich. Das Netz löst sich somit vollständig auf in lauter kleine Einheiten mit den Fibrozyten als Mittelpunkt. Es geht anscheinend nichts dabei verloren, und in dieser Emanzipation der Einzelzelle tritt die Unabhängigkeit des Zellnetzes von der Interzellulärsubstanz besonders deutlich hervor. Unter der Wirkung des Reizes entstehen außerdem Rundzellen und Klasmatozyten, die aber zahlenmäßig eine untergeordnete Rolle spielen. Ein reger Kernzerfall und viele amitotische Teilungsfiguren legen Zeugnis ab von den sich abspielenden durchgreifenden Veränderungen. Außer Fibrozytonen sind kleine Miniaturbilder davon, die als gereizte Kammthrombozyten gedeutet werden, zu sehen. Schon nach einigen Tagen ist das Gewebe mit dem Trypanreiz fertig geworden, und es schreitet nun zur Regeneration, wie sie im injektionsfernen Gewebe beobachtet werden kann.

c) Das Trypanblau stellt einen mildereren Reiz dar für das injektionsferne Gewebe; hier lassen sich infolgedessen die feineren Ver-

änderungen an den Fibrozyten wahrnehmen. Bei fast intakter Interzellulärsubstanz ist das Zellnetz ohne jede Veränderung. Nur bei starker Vergrößerung sieht man einzelne Zytoplasmafibrillen, die als empfindlichste Anzeiger des Reizes sich kontrahiert haben und die Verbindungen mit benachbarten Zellen abgebrochen haben. Je näher wir der Injektionsstelle kommen, um so mehr nimmt diese Kontraktion der feinsten und mittleren Fortsätze überhand, und schließlich lösen sich einzelne Fibrozyten vollständig vom Netz ab. Das Ergebnis sind genau die gleichen Fibrozytome wie im injektionsnahen Gewebe. Daneben gibt es zahlreiche Klastozyten und Rundzellen. Die gereizten Fibrozyten weisen lediglich eine stärkere Kern-Endoplasma-Färbung auf und haben somit nur durch Kontraktion der Peripherie auf den Reiz geantwortet. Makrophagen und polynukleäre Formen fehlen. Es lassen sich Parallelen ziehen zum Verhalten der Fibroblasten im Jungkamm beim Auftreten des muko-elastischen Gewebes, vor allem hinsichtlich der Regeneration des Zellnetzes, die ähnlich verläuft wie die Bildung des Syncytiums durch die Jungkamm-Fibroblasten.

d) Die Regeneration des Netzes wird eingeleitet durch eine „Reinigung“ der Fibrozytome, die alles Überflüssige abstoßen und „Distelblattformen“ annehmen. An späteren Stadien ist ein ungemein feines, ausschließlich von Zytoplasmafibrillen gebildetes Netz zwischen den Fibrozyten zu sehen. Dieses zarte Netzgerüst wird nach und nach durch stabilere Zellausläufer ersetzt bis das Netz in der ursprünglichen Form wiederhergestellt ist. Es handelt sich hier somit um ein „Ausziehen“ der Fortsätze aus dem Zellleib und nicht um eine Ausstreckung der Ausläufer, die bekanntlich bei der Reinigung abgestoßen wurden. Erst wenn das Netz vorhanden ist, beginnt die Interzellulärsubstanz sich zu ergänzen bis die ursprünglichen Verhältnisse geschaffen sind. Das Ganze ist nur verständlich durch die Annahme einer „Glacis-Funktion des Schleimes“, unter dessen Schutz diese verwickelten Vorgänge erst möglich werden.

## II. Das Verhalten der Kammachse bei Trypanblautreizung

Da die Kammachse besonders gefäßreich ist, legten wir eine besondere Versuchsreihe an, um die Wirkung des Trypanblaus von hier aus zu studieren. Dabei gingen wir von der Vorstellung aus, daß die vorwiegend aus straffem Bindegewebe und einzelnen Fett-

läppchen bestehende Kammachse nur wenig am Reizgeschehen teilnehmen würde und das Trypanblau an das umgebende muko-elastische Gewebe langsam abgeben müßte.

Gerade das Gegenteil zeigte sich, und die spärlichen Fettläppchen sowie die gefäßreichen Achsenbezirke reagierten auf das Trypanblau mit einer verblüffenden Anreicherung bestimmter Zellformen.

Wird ein Trypanblaudepot an der Kammbasis, im zentralen Achsengebiet, angelegt, und der Kamm nach bestimmten Einwirkungszeiten amputiert und in Schnitte zerlegt, so gewinnt man bei Giemsa-Färbung besonders bunte Präparate. Es zeigt sich, daß die Achse das Trypanblau viel intensiver speichert wie das muko-elastische Gewebe.

Es speichern vielerlei Zellen: in erster Linie die perivaskulären Histiozyten, dann besonders deutlich die Reticulumzellen der um die Arterien herumliegenden verstreuten lymphoiden Scheiden, und schließlich in der engsten Umgebung der Fettläppchen besondere freie maulbeerförmige Zellen.

Diese maulbeerförmigen Zellen sind sehr zahlreich vertreten und fallen sofort auf. Wählen wir nun einen Sagittalschnitt der Achse, bei dem die schmalen, zwischen den straffen Faserbündeln liegenden Herden der maulbeerförmigen Zellen längs-getroffen sind, so können wir über die Zahl und das Aussehen dieser Zellen genauere Angaben machen.

Ein Sagittalschnitt der Achse spaltet die Faserung der Länge nach und zeigt ein dichtes Geflecht grober blau tingierter kollagenen Fasern mit dazwischen gelagerten schön gefärbten elastischen Netzen. Von diesem gleichmäßigen Hintergrund heben sich die vielen Kapillarnetze ab, um die sich zahlreiche Fettläppchen gruppieren. Das ganze Präparat ist aber buchstäblich von hunderten maulbeerähnlichen Zellen überschwemmt. Der größte Teil von ihnen enthält Trypanblaugranula oder ist vom Trypanblau schwach tingiert und in plastisch handgreiflicher Form dargestellt.

Wenden wir hier die Stückfärbung an und betrachten diese Zellen bei starker Vergrößerung, so bekommen wir die Einzelheiten ihres Baues zu Gesicht, und diese sind: kugelig, facettierter Leib, aus vielen matten Bläschen mit dazwischen gelagerter dunkler Substanz bestehend — nach Art einer Maulbeere. Der runde oder ovale Kern sitzt auf einem Pol und läßt oft amitotische Teilungs-

figuren erkennen. Die ganze Zelle schwankt in der Größe von wenig unter Erythrozytengröße bis reichlich das doppelte davon.

Diese maulbeerförmigen Zellen sind somit nichts anderes als die gleichen Morocyten des normalen Kammes, die unter der Wirkung des Reizes in großen Mengen vorkommen.

In diesen gewaltigen Mengen sind sie uns nirgends im normalen Kamm begegnet, wo sie nur zufällig angetroffen wurden.

Vor allem ist ihre Beziehung zu den Fettläppchen viel augenfälliger im Trypanblau-Präparat. Färbt man einen solchen Trypanblauschnitt mit Sudan III, so lassen sich die orangefarbenen Fettläppchen sofort ausfindig machen. Die Fettläppchen bestehen aus den gewöhnlichen univakuolären Fettzellen, lassen aber auch mehrere plurivakuoläre Fettzellen erkennen. Ein Netz von Kapillaren speist die Fettläppchen. Die Kapillaren sind ausgefüllt von perlchnurartig angeordneten Erythrozyten, und hin und wieder tauchen runde freie Histiozyten im Lumen auf, die Trypanblaugranula gespeichert haben. Von diesen ganzen Gebilden stechen deutlich die Morocyten ab durch ihre auffallende Erscheinung. Sie schmiegen sich meistens an die Kapillaren an und zeigen bei der Gelatineeinbettung einen gekörnten, speckigen Leib im Gegensatz zu dem ausgesprochenen „Bläschenleib“ des Stückfärbungspräparates. Das rührt aber daher, daß der Inhalt der Bläschen nicht homogen ist, wie es die Stückfärbungen zeigen, sondern von stark lichtbrechenden körnigen Einschlüssen und von Trypanblaugranula ausgefüllt wird. In diesen Nativpräparaten sehen wir aber dafür die Bläschenmembranen nicht, die von dem körnigen Inhalt maskiert werden.

An Schnitten, die sorgfältig mit kolloidaler Sudanlösung nach Romeis gefärbt wurden, läßt sich sehr schön sehen, wie der Morocytenleib doch nicht ganz fettfrei ist — wie ursprünglich angenommen —, sondern von feinsten orangefarbenen Stäubchen durchsetzt ist. Es handelt sich hierbei aber um zahlreiche „Stäubchen“, und selbst diese präzise Methode zeigt keine durchgehende Fettfärbung des Morocytenleibes.

Fast alle Morocyten speichern das Trypanblau in Form von zahlreichen Granula und manchmal von größeren Einschlüssen. Dabei zeigen sich die üppigeren und größeren Moro-



zyten stärker mit Trypanblau beladen wie die etwas kleineren Formen, die oft nur wenig gespeichert haben. Viele Morozyten weisen die vielen „Fettstäubchen“ und die „Trypanblaugranula“ zugleich in ihrem Leib auf. Aus der regelmäßigen Anordnung der Einschlüsse läßt sich schließen, daß die hier maskierten Bläschenmembranen den Inhalt der einzelnen Bläschen abgrenzen und undurchlässig sind. Denn in Stückfärbungspräparaten sieht man deutlich, wie die Trypangranula stets in den Bläschen eingeschlossen liegen. Deutlich ist dieses Verhalten an den großen juxtanukleären Vakuolen zu sehen, die durch geplatzte Bläschen entstanden sind und stets „leer“ angetroffen werden. Auf Grund dieses Speicherungsverhaltens wäre man berechtigt, die Morozyten zum retikulo-endothelialen System zu rechnen, eine Einteilung, die durch ihre Genese eine Stütze erfährt:

Da die Morozyten schon in den allerersten Stunden der Trypanblaureizung als fertige, charakteristische Zellen auftreten, ist es schwer, ihre Entstehung zu verfolgen.

Es sprechen zunächst alle Befunde eindeutig für eine lokale Entstehung der Morozyten. Denn nirgends in den Gefäßquerschnitten oder in den Kapillaren sieht man diese auffallende Zellart, sondern höchstens viel kleinere Histiozyten, die sowohl in ihrem Aussehen wie in der Art der Speicherung von den Morozyten abweichen. Ferner müßten die Morozyten besonders häufig vorkommen in denjenigen Kammbezirken, die wie das Stratum vasculosum im Corium oder Teile des muko-elastischen Gewebes, auffallend gefäßreich sind. Das ist aber bestimmt nicht der Fall, und die Morozyten sind nur im Bereich der Kammachse anzutreffen.

Schließlich wurde ein Versuch angestellt, um den Durchtritt von Zellen aus dem Blut ins Gewebe zu erleichtern. Es wurde hierbei folgendermaßen verfahren: 3 ccm einer frischen 0,5% Trypanblaulösung wurden einem gesunden erwachsenen Hahn der Leghornrasse in die Kammbasis eingespritzt. 8 Stunden später bekam der gleiche Hahn 0,06 g (2 Amp.) Eupaverin Merck schräg tangential zum Trypanblaudepot injiziert. Eine Stunde nach der Injektion wurde der Kamm amputiert und sorgfältig zu Schnitten verarbeitet. Eupaverin setzt bekanntlich genau so wie Papaverin den Tonus der glatten Muskulatur der Gefäße derart herab, daß es vielfach bei Embolien mit Erfolg angewendet worden ist. Wenn man nun mitten in dem mit Trypanblau gereizten Gewebe durch Ein-

spritzung einer starken Dosis Eupaverin (0,06) die spastisch kontrahierten Gefäße zur maximalen Erschlaffung bringt, so wäre mit Bestimmtheit eine erhöhte Diapedese der Blutkörperchen durch die Gefäßwandung zu erwarten. Infolgedessen müßte eine aus dem zirkulierenden Blut stammende Zellform in einem solchen vorbehandelten Gewebe besonders angereichert werden.

Gerade der Kamm mit seinem Gefäßreichtum müßte auf diese Behandlung hin einen eindeutigen Befund liefern.

Das Ergebnis des Versuches ist auch eindeutig. An Horizontalschnitten durch die Achse sieht man die größeren Achsengefäße nicht nur von den üblichen perivaskulären lymphoiden Scheiden, deren Retikulumzellen stark speichern, umgeben, sondern darüber hinaus von größeren Extravasaten aus Erythrozyten und den bekannten Bluthistiozyten begleitet. Diese letzteren zeigen sich mit Trypanblaugranula und mit eigenartigen weißen Stäubchen beladen; die vermutlich gefälltes Eupaverin darstellen. Die kleineren Gefäße und die Kapillaren sind viel weiter geworden und strotzen buchstäblich von Erythrozyten und Histiozyten. Die ganze Umgebung der Gefäße zeigt sich angereichert mit Blutzellen, und sogar die Umgebung des Stratum vasculosum, der sonst abseits stand, wird von Erythrozyten und einigen Bluthistiozyten durchsetzt.

Man kann allgemein feststellen, daß die Eupaverindarreichung den Übertritt von Blutelementen ins Gewebe deutlich begünstigt und stellenweise unterstützt hat. Und trotzdem sind die Morozyten nicht zahlreicher vertreten wie in den gewöhnlichen Trypanblaupräparaten ohne Eupaverininjektion. Die Fettläppchen sind zwar in den besonders betroffenen Gebieten der Achse teilweise zerfallen, wobei auffallend viele plurivakuoläre Fettzellen frei im Gewebe herumliegen. Diese abgespaltenen plurivakuolären Fettzellen konnten ebenfalls in gewöhnlichen Trypanblaupräparaten beobachtet werden, wenn auch nicht so zahlreich wie jetzt, wo sie in allen Größenordnungen bis hinunter zu doppelter Erythrozytengröße vorkommen. Eine derartige plurivakuoläre Zelle wird in der Abbildung wiedergegeben. Vielleicht spalten sich die plurivakuolären Fettzellen deshalb so leicht vom Fettläppchenverband ab, weil sie durch ihre größere Oberfläche nicht so fest drin sitzen wie die univakuolären Zellen.

Der Eupaverin-Versuch liefert einen weiteren Einwand gegen die Annahme einer Emigration der Morozyten vom Blut ins Kammgewebe. Erst unter Berücksichtigung der anderen Befunde kann

man in ihm einen Beweis für die lokale Entstehung der Morozyten sehen. Es erhebt sich nun die Frage, von welchen Zellen sie ihren Ursprung nehmen. Bei genauer Durchmusterung aller Präparate gewinnt man den Eindruck, als würden die Morozyten von gewissen versteckten Zellen abstammen, die zwischen den Fettzellen liegen. Gemeint sind hier die Retikulumzellen des Fettgewebes (Volterra-Clara), die als undifferenzierte mesenchymale Elemente im Sinne Maximows gelten können. Diese Retikulumzellen speichern saure vitale Farbstoffe sehr stark und lassen sich in den ersten Stunden des Reizgeschehens auch in den Fettläppchen des Kammgewebes nachweisen. In späteren Stadien (24, 32, 96 St.) sind sie bei weitem nicht so zahlreich, dafür ist die Anzahl der Morozyten dementsprechend größer. Man kann Übergänge zwischen den fixen Retikulumzellen und den charakteristischen Morozyten nachweisen, und zwar sehen diese Übergänge kleiner aus wie die „ausgewachsenen“ Morozyten. Ihr Leib ist spärlich und besteht nur aus wenigen Bläschen, der Kern ist aber ungefähr so groß und rund wie die Morozytenkerne. Man kann sich vorstellen, daß diese Mikromorozyten nach und nach durch Apposition oder sonstwie durch Vergrößerung ihres Leibes und Vermehrung ihrer Bläschenzahl zur endgültigen Morozytenform gelangen. Dabei dürfen wir nicht aus den Augen lassen, daß die Morozyten sich teilen können und auf diesem Wege ihren Bestand vermehren können.

Die charakteristische Struktur der maulbeerartigen Zellen zwingt jedoch zur Annahme, daß nur bestimmte Retikulumzellen sich zu Morozyten entwickeln können.

Indem man auf die große äußere Ähnlichkeit hinweist, die zwischen den plurivakuolären Fettzellen (und vor allem den kleinsten, „abgespaltenen“ pl. Fettzellen) und den Morozyten besteht, kann man weiter annehmen, daß die Morozyten gewissermaßen „Abortiv-plurivakuoläre Fettzellen“ vorstellen. Oder mit anderen Worten: diejenigen Retikulumzellen, die zu Morozyten werden, haben die gleichen Anlagen in sich wie jene anderen Retikulumzellen der Primitivorgane, die viel früher die Wandlung zu plurivakuolären Fettzellen durchmachten. Nur hatten die Stammzellen der Morozyten in embryonalen Zeiten nicht die Möglichkeit, sich zu entfalten, sie waren „gehemmt“ und gelangten erst viel später zur Entwicklung. Trotzdem vermochten sie die Anlage des „plurivakuolären“ in ihre jetzige „maulbeerartige Form“ hinüberzubringen.

Fassen wir das Ergebnis der Trypanblaureizversuche zusammen, so können wir abschließend feststellen, daß die Morozyten abgelöste Retikulumzellen sind, die bei Trypanblau-

reizung besonders zahlreich vom mesenchymalen Retikulum der Fettläppchen der Kammachse abgespalten werden und stark Trypanblau speichern. Ihre charakteristische maulbeerförmige Gestalt mit den vielen Bläschen befähigt sie in ganz besonderem Maße zur Aufspeicherung von Fremdkörpern.

Verschiedene Organe des Huhnes wurden durchgesehen auf der Suche nach diesen maulbeerförmigen Zellen. Es gelang uns nicht, sie woanders ausfindig zu machen als im Hahnenkamm. Wir haben jedoch keine Berechtigung, ihr Vorkommen auf den Hahnenkamm zu beschränken, und es steht zu erwarten, daß bei genauerem Suchen ihr Nachweis auch in anderen Geweben des Huhnes und überhaupt bei anderen Vogelarten erbracht werden wird.

Wir möchten vor allem darauf hinweisen, daß diese Zellen nicht nur ein theoretisches Interesse haben, sondern vielleicht dank ihrer großen „Aufspeicherungsfähigkeit“ einmal als Nährboden für Zellparasiten wie Hämosporidien (Leucocytozoon, Haemoproteus und Plasmodien) und Piroplasmen (wir denken hier an *Theileria parva*, den Erreger des Küstenfiebers der Rinder, die sich ausschließlich in Lymphozyten vermehren und infolgedessen eher in den Morozyten gedeihen würden), dienen könnten.

### Ergebnisse der Untersuchungen

Die Wirkung einer Trypanblauinjektion in das muko-elastische Gewebe des Kammes zeigt sich in einer Zerstörung des Fibrozytennetzes. Das Netz löst sich vollständig auf in Einzelzellen, die als kontrahierte Fibrozyten bezeichnet werden können. Die Peripherie der Fibrozyten, bestehend aus zahlreichen Ausläufern aller Kaliber, fängt den Hauptstoß des Reizes ab; das Kern-Endoplasma-Komplex kommt dabei wenig zu Schaden. Durch den Reiz treten außerdem zahlreiche Rundzellen und Klasmatozyten hervor.

Im injektionsfernen Gewebe wird das Fibrozytennetz durch den Trypanblaureiz zur Kontraktion gezwungen. Die Einziehung geht so vor sich, daß zuerst die feinen Zytoplasmafibrillen sich kontrahieren und erst dann die mittleren und stärkeren Fortsätze folgen, bis die Zelle sich vom Netz abgelöst hat. Im Gegensatz zum lockeren Bindegewebe der Nager, das mit Trypanblau behandelt wurde, gibt es keine Makrophagen oder polynukleäre Formen, sondern fast nur kontrahierte Fibrozyten und Klasmatozyten.



Der Regeneration des Netzes, die bereits nach einigen Tagen einsetzt, geht eine Reinigung der kontrahierten Fibrozyten voraus, die Fibrozyten nehmen dabei „Distelblattformen“ an. Dann wird ein sehr feines, ausschließlich aus Zytoplasmafibrillen gebildetes Netz zwischen den Fibrozyten beobachtet. Die Wiederherstellung des endgültigen Netzes geht dann so vor sich, daß die einzelnen Ausläufer „ausgezogen“ werden und dabei den vorgezeichneten Weg der Zytoplasmafibrillen nehmen.

Der Trypanblaureiz hat in der Kammachse eine sehr starke Abspaltung von Morozyten zur Folge. Die Morozyten speichern dabei das Trypanblau sehr stark. Es wird angenommen, daß die Morozyten abgelöste Retikulumzellen sind, die somit lokal in der Achse aus den Retikulumzellen der Fettläppchen entstehen.

### **Фиброзытэннэтз и Ахсенфеттгеве дес Ханненкаммес унтер Trypanblauеinwirkung**

#### **Zusammenfassung**

Nach Trypanblauinjektion in das Bindegewebe des Hahnenkammes kontrahieren sich die Fibrozyten. Ihr Netz löst sich auf. Im Reaktionsbereich finden sich danach zahlreiche Klasmatozyten und kontrahierte Fibrozyten. Einige Tage nach Abklingen des Reizes wird das Fibroзытэннэтз wieder hergestellt. Die Auflösungs- und Regenerationerscheinungen des Netzes werden genau beschrieben. In der Kammachse spalten sich nach Trypanblauinjektionen stark speichernde Morozyten ab, die als abgelöste Retikulumzellen der Fettläppchen angesehen werden.

### **Действие трипановой синьки на сеть фиброцитов и стержневую жировую ткань петушиного гребешка**

#### **Краткое содержание**

После инъекции трипановой синьки в соединительную ткань петушиного гребешка фиброциты сокращаются. Их сетка исчезает. В области реакции после этого наблюдаются многочисленные класматоциты и сократившиеся фиброциты. Несколько дней после деградации действия агента фиброцитовая сетка возобновляется. Явления распада и регенерации сетки подробно описываются. В стержне гребешка после инъекции трипановой синьки отщепляются сильно фагоцитирующие мороциты, которые рассматриваются как отделившиеся ретикулярные клетки жировых долек.

## The Fibrocyte Network and the Fatty Tissue of the Axis of the Cock's Comb under the Action of Trypan Blue

### Summary

After an injection of trypan blue in the connective tissue of the cock's comb a contraction of the fibrocytes is observed. Their network disappears. After this there are found in the region of the reaction numerous clasmatocytes and contracted fibrocytes. Several days after the degradation of the action of the agent the fibrocyte network is repaired. The signs of decomposition and regeneration of the network are described in particular. After the injection of trypan blue intensely phagocytizing morocytes split off in the axis of the comb, which are thought to be separated reticular cells of the fatty lobes.

## Le réseau fibrocytique et le tissu adipeux de l'axe de la crête du coq sous l'effet du bleu trypane

### Résumé

Après injection du bleu trypane dans le tissu conjonctif de la crête du coq, les fibrocytes se contractent. Leur réseau se décompose. Dans le domaine de réaction se trouvent ensuite des clasmocytes et des fibrocytes contractés en grand nombre. Quelques jours après le radoucissement de l'irritation, le réseau fibrocytique se rétablit. Les auteurs décrivent minutieusement la décomposition et la régénération du réseau. Dans l'axe de la crête, après les injections de bleu trypane, se détachent par dédoublement des monocytes fortement accumulant, qui sont considérés comme cellules détachées du tissu réticulé des lobules adipeux.

### Schrifttum

de Asua, J.: Libro en honor de Cajal 2 (1922). — Andai, G.: Wachstum und Lebensdauer reiner Fibroblastkulturen im Embryonalplasma. Arch. exper. Zellforsch. 12 (1932). — Aschoff, L.: Das retikulo-endotheliale System. Erg. inn. Med. 26 (1924). — Auerbach, M.: Das braune Fettgewebe bei schweizerischen und deutschen Nagern und Insektivoren. Arch. mikr. Anat. 60 (1902). — Awrorow, P. P. und A. Timofejewskij: Virchows Arch. 216 (1914). — Baitsell, G. A.: On the origin of the connective tissue groundsubstance in the chick embryo. J. microsc. Sci. 69 (1925). — Barta, E.: Arch. exper. Zellforsch. 2 (1925). — Bauer, J. T.: Bull. Hopkins Hosp. 34 (1923). — Bauer, K.: Beobachtungen über das Wachstum von Nervengewebe

„in vitro“. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 28 (1932). — Ders.: Über die Bedeutung der Gewebezüchtung für die Histogenese. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 28, 519—521 (1932). — Beck, C. S.: The relative distribution of clasmatocytes in the various organs of the seven-day-chick-embryo. Anat. Rec. 24 (1922). — Berg, W.: Über die Anlage und Entwicklung des Fettgewebes beim Menschen. Z. Morph. u. Anthropol. 13 (1911). — Bergel, S.: Zur Wandlungsfähigkeit der Lymphocyten. Arch. exper. Zellforsch. 9 (1929). — Bizzozzero, G.: Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei den Vögeln. Arch. mikr. Anat. 35 (1890). — Bloom, W.: The hemiopoietic potency of the small lymphocyte. Fol. haemat. 33 (1926). — Ders.: Mammalian lymph in tissue culture. From lymphocyte to fibroblast. Arch. exper. Zellforsch. 5 (1928). — Ders.: Some relations between the cells of the blood and of the connective tissues. Arch. exper. Zellforsch. 11 (1931). — Bunting and Eades: The effect of mechanical tension upon the polarity of growing fibroblasts. J. exper. Med. 44 (1926). — Burrows, M. T.: Arch. exper. Zellforsch. 14, 202—209 (1933). — Busse, O.: Auftreten und Bedeutung der Rundzellen bei den Gewebeskulturen. Virchows Arch. 229 (1920). — Byerly, T. C.: Science 63 (1926); Anat. Rec. 33 (1926). — Carrel, A.: Contributions to the study of the mechanism of the growth of connective tissue. J. exper. Med. 18 (1913). — Ders. und A. H. Ebeling: The fundamental properties of the fibroblasts and the macrophages. I und II. J. exper. Med. 44 (1926). — Ders.: The transformation of monocytes into fibroblasts through action of Rous virus. J. exper. Med. 44 (1926). — Champy und J. Morita: Arch. exper. Zellforsch. 5, 308—340 (1928). — Chlopin, N.: Experimentelle Untersuchung über die Vitalfärbung tierischer Zellen. Arch. exper. Zellforsch. 6 (1928). — Chlopin, N.: Studien über Gewebeskulturen im artfremdem Blutplasma. V. Das Verhalten und die Verwandlungen des menschlichen Mesenchyms im Explantat. Arch. exper. Zellforsch. 12 (1931). — Clara, M.: Das Fettgewebe der Vögel. Z. Anat. u. Entw.-gesch. 69 (1923). — Ders.: Morphologische und biologische Probleme des Fettgewebes. Etschländer Ärzteblatt (Bd. 1925). — Ders.: Monit. Zool. Ital. Vol. 40 (1929). — Ders.: Bau und Entwicklung des sog. Fettgewebes beim Vogel. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 19 (1930). — Clark, E. R. und E. L. Clark: Observations on the macrophages of the living amphibian larvae. Amer. J. Anat. 46 (1930). — Cunningham, R. S. and F. R. Sabin und C. A. Doan: The development of leucocytes, lymphocytes, and monocytes from a specific stemcell in adult tissue. Contr. to Embryol., 16, Carnegie Inst. Wash. Publ. Nr. 361 (1925). — Dabelow, A.: Die Vorgänge im Mesenteriallymphknoten der Maus während der Chyluspassage. Verh. anat. Ges. Frankfurt a. M. (1928). — Ders.: Reaktionsweisen des Lymphknotens beim Fetttransport. Z. Zellforsch. usw. 12 (1930). — Ders.: Die Blutgefäßversorgung der lymphatischen Organe. Verh. anat. Ges. Leipzig (1938). (Ergänzungsheft zum Anat. Anz. 87.) — Debeyre: Les premières cellules adipeuses. C. R. Assoc. Anat. Vol. 19 Réunion (1924). — Dogliotti, G. C.: Arch. Ital. di Anat. e di Embr. Vol. 25 (1928). — Ders.: Ulteriori studi sull origine

delle cellule adipose e sul loro destino nel dimagamento. Recherche sulle colorazioni vitali acide. Nota prev. Boll. Soc. Ital. Biol. sperim. Vol. 3 (1928). — Ders.: Ricerche sperimentali sulla natura del tessuto adiposo mediante la colorazione vitale con colori acidi. Z. Zellforsch. usw. 8 (1928). — Ders.: Ricerche istologiche e sperimentali sul tessuto adiposo degli uccelli. Z. Zellforsch. usw. 9 (1929). — Dubreuil: Arch. d'Anat. microsc. Vol. 15 (1913). — Duesberg, J.: Arch. exper. Zellforsch. 4, 602—712 (1910). — Eisler, B.: Über die Trypanblauspeicherung während der cyclischen Wandlungen im weiblichen Geschlechtsapparat der weißen Maus. Z. Zellforsch. usw. 3 (1926). — Ephrussi, B.: Sur la transformation de fibroblastes en macrophages. C. r. Soc. Biol. Paris 105 (1930). — Flemming, W.: Über die Histogenese der fixen Zellen und der Fettzellen im Bindegewebe. Zentralbl. med. Wiss. (1870). — Ders.: Über die Entwicklung der Fettzellen und des Fettgewebes. Arch. Anat. u. Physiol. (1879). — Foot, N. Ch.: Beitr. path. Anat. 53, 468—476 (1912). — Freifield, H.: Über die Herkunft der Oxydase-substanzen in den Mononucleären. Arch. exper. Zellforsch. 7 (1929). — Freund, L.: Gefäßnetze in der Vogelhaut. Prag. Arch. Tiermed. vgl. Pathol. 6 (1926). — Frey-Wyssling: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Bd. 15 Protoplasma Monographien Berlin (1938). — Garis, Ch. F. de: Notes on some interrelation of fibroblasts in tissue culture. Bull. Hopkins Hosp. 35 (1924). — Garofolini, L.: J. Physiol. 63 (1927). — Glasunow, M.: Beobachtungen an den mit Trypanblau vitalgefärbten Meerschweinchen. II. Morphologie der Trypanblauablagerung in mesenchymatösen Zellen. Z. Zellforsch. usw. 9 (1929). — Goldmann, E.: Die äußere und innere Sekretion des gesunden Organismus im Lichte der vital. Färbung. Tübingen (1909, 1912). — Granata, L.: Sulla struttura dei corpi grassi degli Anfibi. Monit. Zool. Ital. 36 (1925). — Haagen, E.: Untersuchungsergebnisse an Monocytenkulturen. Arch. exper. Zellforsch. 6 (1928). — De Haan, J.: Die Umwandlungen von Wanderzellen in Fibroblasten bei der Gewebezüchtung in vitro. Arch. exper. Zellforsch. 3 (1926). — Hammar, J. A.: Zur Kenntnis des Fettgewebes. Arch. mikrosk. Anat. 45 (1895). — Ders.: Arch. Anat. u. Physiol., Abt. Anat. Suppl. (1906). — Harrison, R. G.: The outgrowth of the nerve fiber as a mode of protoplasmic movement. J. exper. Zool. 9 (1911). — Held, H.: Über die Neuroglia marginalis der menschlichen Großhirnrinde. Monatsschr. Psychiatrie u. Neurol. 26 (1909). — Heringa, G. C.: Untersuchungen über den Bau und die Bedeutung des Bindegewebes. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 1 (1924). — Hofmann, P.: Vitalfärbung embryonaler Zellen in Gewebskulturen. Fol. haemat. (Lpz.) 18 (1914). — Hübschmann, E.: Über die Atrophie des Fettgewebes und über „drüsiges“ Fett. Verh. dtsh. path. Ges. Göttingen (1923). — Hueck, W.: Über das Mesenchym. Ziegler Beitr. 66 (1920). — Huzella, Th.: Orientation de la croissance des cultures de tissus sur la ztrame fibrillaire artificielle coagulée de la solution de colagène (Nageotte) par les forces de la cristallisation. C. r. Soc. Biol. Paris 109, 515—520 (1932). — Ishibashi, M.: Transp. jap. path. Soc. 18 (1929). — Jasswain:



Z. mikrosk.-anat. Forsch. 15 (1928). — Ders.: Z. mikrosk.-anat. Forsch. 19 (1930). — Ders.: Z. Mikrosk. (1932). — Jorg, M. E.: La aparición de fibrillas conjuntivas reticulares en cultivos mixtos de mioblastos y células epiteliales. Nueva técnica de explantación por micromanipulación. Actualidad Médica Mundial Nr. 17, 1—55 (1932). — Kaufmann, C. und Lehmann: Sind die in der histologischen Technik gebräuchlichen Fettdifferenzierungsmethoden spezifisch? Virchows Arch. 261 (1926). — Kemp, T. und J. Engelbreth-Holm: Über das Vorkommen tripolarer Mitosen bei einem Hühnerembryo mit Doppelmißbildung. Arch. exper. Zellforsch. 10 (1931). — Kiaer, S. und K. Hattori: Über das Verhalten der Fetttropfen bei der indirekten Kernteilung der Zellen in der Gewebezüchtung. Cytologia (Tokyo) 1 (1929). — Knake, C.: Die Histio- und Leukocytenentstehung bei Tuschewirkung auf das lockere Bindegewebe des Kaninchens. Z. Zellforsch. usw. 5 (1927). — Kokott, W.: Die Formbeeinflussung in vitro gezüchteter Fibrocyten erwachsener Kaninchen durch erhöhte Temperaturen. Z. Zellforsch. usw. 12 (1930). — Kreyberg, L.: The prospective potencies of the human lymphocyte. Arch. exper. Zellforsch. 8, 359—364 (1929). — Krontowski, A. und L. Poleff: Über das Auftreten von lipoiden Substanzen in den Gewebeskulturen und bei der Autolyse der entsprechenden Gewebe. Beitr. path. Anat. 58 (1914). — Laser, H.: Arch. exper. Zellforsch. 1, 125—129 (1925). — Ludford, R. J.: The Differential Reaction to Trypan Blue of normal and Malignant cells in vitro. Tenth Scientific Report of the Imperial Cancer Research Fund, 169—190 (1932). — McCutcheon, M.: The rate of human lymphocytes in vitro. Amer. J. Physiol. 69, 279—282 (1923). — McJunkin, F. A.: Rosette and granulo-hyaline phagocytes in tissue cultures stained supravivally with neutral red. Proc. Soc. exper. Biol. Med. 24 (1925). — Matsui, J.: Über die in vitro Kultur des Endothels der Membrana Descemetii. Arch. exper. Zellforsch. 8 (1929). — v. Mihálik: Macrophages in cultures of chick embryo brain. Anat. Rec. 54 (1931). — Minea, I.: Rapports des fibroblastes et des fibres nerveuses néoformées dans les cultures des ganglions spinaux. C. r. Soc. Biol. Paris 103 (1930). — v. Möllendorff, W.: Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden 5 II—1 (1920). — Ders.: Beiträge zur Kenntnis der Stoffwanderungen bei wachsenden Organismen. Z. Zellforsch. usw. 2 (1925). — Ders.: Die Entstehung von Histiocyten in Kulturen erwachsenen Bindegewebes. Arch. exper. Zellforsch. 11 (1931). — Ders.: Das Mutterstück von Bindegewebskulturen. Ein Beitrag zur Frage, wie konstruktive Fasersysteme und Hartsubstanzen entstehen. Z. Zellforsch. usw. 15 (1932). — Monné, L.: Schichtung und Feinstruktur des Grundzytoplasmas. Z. Zellforsch. usw. 31 (1940). — Murray, D. P. F.: The development in vitro of the blood of the early chick embryo. Proc. roy. Soc. Lond. 3 (1932). — Nagel, A.: Untersuchungen über die Vitalfärbung in vitro gezüchteter Fibrocyten erwachsener Kaninchen. I. Versuche mit Neutralrot. Z. Zellforsch. usw. 9 (1929). — Ders.: Id. II-Beziehungen zwischen Fettablagerung und Deponierung von Neutralrot und Methylenblau. Z. Zellforsch. usw. 10 (1930). — Nageotte, J.:

C. r. Soc. Biol. Vol. 90 (1924). — Nordmeyer, N.: Über Beziehungen von Exsudatzellen zu Fibrocyten verschiedener Tierarten. Arch. exper. Zellforsch. 13 (1932). — Padoa, E.: Arch. Ital. di Anat. e di Embriol. Vol. 26 (1929). — Péterfi, T.: Die Wirkung des Anstechens auf das Protoplasma lebender Zellen. II. Anstichversuche an in vitro gezüchteten Vogelmonocyten. Arch. exper. Zellforsch. 4 (1927). — Policard, A.: C. r. Soc. Biol. Paris 94, 197—198 (1926). — Popoff, W. W.: Über die Zahl der Chromosomen und über die Heterochromosomen des Haushuhnes. Z. Zellforsch. usw. 17 (1933). — Rabl, H.: Über die Kerne der Fettzellen. Arch. mikr. Anat. 47 (1896). — Rio Hortega, P.: Contribucion al conocimiento de las epiteliopibrillas. Trab. Labor. Investig. biol. Univ. Madrid 15 (1917). — Rix, E.: Der Fettstoffwechsel der Gewebsexplantate. Arch. exper. Zellforsch. 13 (1932). — Rumjantz, A.: Die Veränderungen des Nucleolus in Gewebekulturen und die Erscheinungen der Amitose. Arch. exper. Zellforsch. 5 (1928). — Schaffer, J.: Zur Kenntnis der sog. Wucheratrophie des Fettgewebes. Akad. Anz. Nr. 8 (1928). — Schuhmacher, S.: Über eine besondere Form des blasigen Stützgewebes vom chordoiden Typus mit Fetteinlagerung. Anat. Anz. 48 (1915). — Studnička, F. K.: Die Organisation der lebendigen Masse. In Möllendorffs Handbuch d. mikrosk. Anat. des Menschen (1929). — Stockinger, W. und K. Frosse: Über biologische Eigenarten der verschiedenen Differenzierungsformen der Blutleukocyten. I. Der Kohlehydratsstoffwechsel der Leukocyten in vitro. II. Die Lebensfähigkeit der verschiedenen Zellformen in vitro. Z. exper. Med. 86 (1933). — Szantoch, Z.: Untersuchungen über die Fettsubstanzen in den Gewebekulturen. Arch. exper. Zellforsch. 13 (1932). — Tannenberg, J.: Blut und Bindegewebe. Über die Umwandlungsfähigkeit der Fibroblasten in Makrophagen. Arch. exper. Zellforsch. 11 (1931). — Wassermann, F.: Extramedulläre Blutbildung im Zusammenhang mit der Fettgewebsentwicklung. Zbl. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 35 (1924). — Ders.: Neue Beobachtungen über die embryonale Entwicklung des Fettgewebes beim Menschen. S.-B. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. 36 (1925). — Ders.: Die Fettorgane des Menschen. Entwicklung, Bau und systematische Stellung des sogenannten Fettgewebes. Z. Zellforsch. usw. 3 (1926). — Wodzicki, K.: Beitrag zur Kenntnis der Haut und des Fettansatzes bei Vögeln. Bull. Acad. Polon. Sci. et lettr., Math.-naturw. Kl., Ser. B 1928.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Hamburg  
Direktor Prof. Dr. K. Zeiger*

## **Von der Bindung lymphoiden Gewebes an exkretorische Drüsen**

(Theorie einer funktionellen lympho-glandulären Einheit)

*Herrn Prof. Dr. Alfred Benninghoff zu seinem 60. Geburtstag  
gewidmet*

Von

**H. Bautzmann**

Es wird vielleicht manchem weder als etwas Neues noch gar als etwas Besonderes erscheinen, wenn hier auf einen Befund nochmals hingewiesen wird, welchen jeder beim Studium gewisser exokriner Drüsen nicht nur des Nahrungs- und Respirationsweges, sondern vielfach auch anderen Orts leicht beobachten kann: daß sich nämlich fast immer, wenigstens aber im Gebiet der Mündungen der Drüsen lympho-reticuläres Gewebe vorfindet; oft in der Form, daß ein dichtes Lymphozytenlager den Ausführungsgang umgibt wie das Schutzgitter einen Brunnen.

Nur sehr wenige Untersucher *Lewinstein* (1910), *Schaffer* (1898) und später (1920) haben solchen Beobachtungen irgendein besonderes Gewicht beigelegt; und außer *Killian* (1888) scheint nur *Schaffer* geahnt und vermutet zu haben, daß diesen Verhältnissen eine geheime Gesetzmäßigkeit zugrunde liegen möchte, wenn er, etwa in einem großen Sammelreferat davon spricht, daß eine Art von „Affinität“ zwischen den Drüsen und jenen Lymphozytenanhäufungen zu bestehen scheine, die auf „chemotaktische Ursachen“ zurückgeführt werden könne (1898 S. 40). Noch seltener wird an den m. E. eigentlich doch naheliegenden Versuch gedacht, die etwa als solchie angesprochene „Affinität“ nun gar irgendwie funktionell zu deuten. Wenn man ganz ausnahmsweise, wie bei *Fahrenholz* (Hdb. d. vergl. Anat. Bd. III) diese Frage überhaupt gestellt findet, so ist man umso enttäuschter, alsbald und sehr knapp mit der Antwort beschieden zu werden: „Ob irgendeine funktionelle

Verknüpfung der lymphoiden Apparate und der Drüsen besteht, wissen wir nicht“ (S. 128).

Man könnte geneigt sein, eine Äußerung wie die von Fahrenholz als einmalige und nur literarische zu nehmen; doch drängen mich reichliche Erfahrungen aus Gesprächen nicht nur mit engeren Fachkollegen, sondern auch mit solchen aus dem klinischen und auch aus dem Lager der Pathologen zu der Auffassung, daß das angeschnittene Problem in den betreffenden Fachwelten tatsächlich gar nicht lebendig ist und daß es daher auch nicht diskutiert wird, eine Tatsache, von der man sich in dem neuen Referat von W. Schmidt (Dtsch. Med. Wschr. 1948) wieder überzeugen kann.

Dies ist der Grund, weshalb ich es nicht nur für berechtigt, sondern auch für wünschenswert und fruchtbar halten möchte, die Lage von verschiedenen Gesichtspunkten aus erneut zu beleuchten und zu überdenken — obgleich über das lymphoide Gewebe an und für sich wahrlich schon viel — freilich auch viel Widerspruchvolles — berichtet ist (s. W. Schmidt 1948).

Um es kurz heraus zu sagen, was ich erst näher zu begründen und wahrscheinlich zu machen hoffe: Ich halte es für das Einfachste und Nächstliegende und schon darum für das Wahrscheinliche, daß das lymphoide Gewebe einen eigenen Schutz- und Abwehrapparat für die betreffende ortständige Drüse im engsten Sinne darstellt: Das scheint mir zunächst schon aus der engen topographischen Verschwisterung beider zu folgen, über deren nähere Umstände und Nebenumstände noch gesprochen werden wird.

Wohl bin ich mir bewußt, daß in Dingen der Funktion des lymphatischen Gewebes schon mancherlei Meinungen und diese sehr oft mit nur geringem Erfolg vorgebracht worden sind. Das darf aber nicht davon abhalten, sich mit weiteren Arbeitshypothesen zu befassen, deren Prüfung einen aufklärenden Fortschritt bzgl. der Erkenntnis von Form und Leistung des so wichtigen lymphoiden Apparates erbringen könnte, insbesondere auch hinsichtlich jener Leistungs- und Systemeinheit, die nach der hier versuchsweise erörterten Auffassung derart oft zwischen diesem Gewebe und „seinen“ Drüsen bestehen dürfte, daß ich, wenn nicht von einem „Gesetz“ so doch jedenfalls von einer „biologischen Regel“ zu sprechen geneigt bin.

Ich glaube, es sind psychologische Untergründe, die heute ziemlich an den Tag gebracht werden könnten, weshalb man nicht



schon seit langem und vor allem auch nicht auf allgemeiner und breiter Front auf den so naheliegenden Gedanken gekommen ist, den subepithelialen lymphozytären Schleimhautapparat als einen „Abwehrwall“ gegen solche Störungen aufzufassen, welche das nachbarliche exocrine Drüsenleben selbst beeinträchtigen oder gar vernichten könnten: Im Bilde des Gesamtverteilungsmusters des subepithelialen lymphoiden Gewebes drängen sich nämlich, wenigstens beim Menschen, gewisse lymphoide Schleimepithelunterlagerungen allzu aufdringlich in unsere Blickwelt hinein, wie etwa die Gaumenmandeln. Ihren vielfach mächtig in die Mundhöhle vorgewölbten schleimhautüberzogenen Körpern sind die allerdings nur auf Umwegen einzusehenden versteckteren Rachentonsillen in dieser Hinsicht im Erscheinungsbilde verwandt und bis zu einem gewissen Grade auch noch die der Inspektion im Leben nicht mehr zugänglichen Peyerschen Platten des Dünndarms. Gerade darum ist es psychologisch nahegelegen, daß die so imponierende Mächtigkeit der Gaumentonsillen das Augenmerk der Beobachter und Untersucher in erster Linie so anzieht und sie so sehr und so vorwiegend beschäftigt; zumal ja auch ihre Rolle im Krankheitsgeschehen im Wortsinne so „vordergründig“ ist und gerade ihre Krankheitsbilder in der Klinik wie in der Pathologie so zum täglichen Bild und Begriff gehören. Darüber kann man dann wahrlich die hinter dem lymphoiden „Tumor“ gelegenen exokrinen Hals- und Rachendrüsen bis zur „Verdrängung“ vergessen und schließlich aus dem ärztlichen Bewußtsein ganz „verschwinden“ lassen.

Aber auch der Normalanatom, schon seit Koellikers Zeiten, scheint oft und immer wieder, auch am histologischen Schnitt, einer ähnlichen Suggestion zur Negativierung verfallen zu sein: Weil gerade bei den eben erwähnten Gaumentonsillen der lymphoide Anteil mengenmäßig die dazu gehörigen Schleimdrüsen — (jedenfalls scheinbar) — ganz unverhältnismäßig übertrifft, so schwand wohl leicht die Aufmerksamkeit, und es erlahmte das Interesse, den viel schwächer erscheinenden echten drüsigen Teil für wichtig zu halten und ihn mit seinem lymphoiden Deckmantel in einem sinnvollen Zusammenhang sehen zu können. Und dies drückt sich nun in der Tat seit Koelliker bis in die neueste Zeit auch in den zahlreichen unseren Gegenstand betreffenden Abbildungen vieler wohlbekannter Lehrbücher aus, in welchen oft, wohl ohne es zu bemerken, der lymphoide Anteil als pars pro

toto behandelt ist und die Gaumentonsille kurzerhand (natürlich besonders in zeichnerischen Wiedergaben, u. a. z. B. Braus, Eingeweide 1924, S. 178, Abb. 68) einfach unter völliger Beiseitlassung der zugehörigen Schleimdrüsen abgebildet wird. Vielfach werden die Drüsen auch in der Beschreibung vom Aufbau der Tonsillen nicht einmal mehr erwähnt; oder es wird — in günstiger gelagerten Fällen — allenfalls betont, daß das „spärliche“ Drüsengewebe „von der Tonsille beiseite gedrängt sei“ und dadurch seine Beziehung zu ihr mehr oder weniger eingebüßt habe. Im gleichen Sinne — nämlich den echten Drüsenanteil psychologisch bagatellisierend bis zur Auslöschung aus dem Bewußtsein wirkt auch die Namengebung: wer denkt wohl noch an anderes als allein an den lymphoiden Bestand, wenn er vom „lymphatischen Rachenring“ hört? Und auch wenn vom lympho-„adenoiden“ Schlundring die Rede ist, wird der Gedanke an die echten exokrinen Drüsen dabei eher verscheecht; die Bezeichnung „adenoid“, d. h. „drüsenähnlich“ gilt ganz dem lymphatischen Gewebe, und zwar gerade deshalb, damit man die histologische veraltete und als irrtümlich erkannte Auffassung, nach der z. B. die Lymphknoten Drüsen sein sollten, als positive neu gewonnene Erkenntnis gegen einen Drüsencharakter noch im Namen gegenwärtig habe: Diese Knötchen sähen eben nur ähnlich so aus, wie etwa ein Drüsenkörper, hätten aber nichts damit zu tun. (Man sollte aber heute lieber den Terminus „adenoid“ für lymphoretikuläres Gewebe grundsätzlich fallen lassen, da er nur zu Irrtümern Anlaß geben kann und der Morphologe überdies sehr wohl weiß, daß es mit der Drüsenähnlichkeit der lymphatischen Formgebilde (Mandeln), auch äußerlich betrachtet, doch recht schwach bestellt ist). Aus diesen und anderen Gründen scheint es mir dringend notwendig, daß die Darstellungen des subepithelialen lymphatischen Gewebes in den Beschreibungen und den Abbildungen beträchtlichen Korrekturen unterzogen werden, wenn nicht schon der Student ganz verstümmelte morphologische Vorstellungen von den peripheren lymphatischen Schleimhautverhältnissen mit in die Klinik nehmen soll.

Es mag dies als Einleitung in die Problemlage zunächst genügen. Im einzelnen wird später vieles deutlicher werden, obwohl sich das soll hier eingangs nicht verschwiegen werden, noch keineswegs alles Fragliche mit der wünschenswerten Klarheit auflösen und sinnvoll einordnen läßt. Im folgenden Abschnitt muß also der theoretische Unterbau zu dem funktionell bestimmten Bilde von

einer „lymphoglandulären Systemeinheit“ gelegt werden, zunächst ohne gleich danach zu fragen, ob es erlaubt wäre, darin eine Art von „Symbiose“ zu sehen, wie sie sich nach Stöhrsen und Mollier (1913) zwischen den Lymphozyten und den Epithelzellen, zwischen welche jene hineinwandern, abspielen könne.

Es ergeben sich eine ganze Reihe von Gesichtspunkten, die jetzt genauer bezeichnet werden sollen:

Zuerst muß die Frage nach der örtlichen Verteilung des lymphatischen Gewebes behandelt werden.

Absichtlich wird dieses Teilproblem auf die subepithelialen lymphoiden Schleimhautlager begrenzt; und es werden ausgeschlossen von der Betrachtung die örtlich stufenweise weit jenseits der Schleimhautoberfläche tief und tiefer gelagerten sogenannten echten „Lymphknoten“ mit ihren sie scharf abgrenzenden Kapselwandungen und mit ihrem sinuösen Lymphkanalsystem, durch das sie in die präparierbaren Lymphbahnen eingeschaltet sind wie filtrierende Reusensysteme (s. Elze-Braus 1940, S. 303, P. Bartels 1909). Sie spielen teilweise, besonders die mesenterischen, eine wichtige Rolle beim Fettstoffwechsel (s. Dabelow 1930). Grundsätzlich ist ferner die Thymusdrüse außer Betracht gelassen; nicht etwa weil ihr Sekundärknötchen fehlen (die sind sowieso von passagerer Natur!), sondern weil die Thymusdrüse vergleichend anatomisch, entwicklungsgeschichtlich und funktionell nicht klar in unser Gebiet der Betrachtung paßt und — wie hier näher nicht erörtert werden kann — ganz anders gesehen werden muß [vgl. dazu: E. Ludwig in „Der lymphatische Apparat“, Schweiz. Med. Wochenschr. 66 (1936), S. 14/15].

Sonst geschieht das eigentlich mehr, um die Darstellung zu vereinfachen, vor allem um sie einzuengen. In Wirklichkeit bestehen, was die „Lymphknoten“ angeht, noch nicht klar übersehbare Zusammenhänge auch funktioneller Art, die sich auch aus entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen ableiten: Denn manche „Lymphknoten“ sollen nach der Meinung einiger Untersucher aus abgezweigten und gewissermaßen „abgeschobenen“ Lymphzellengruppen entstehen, die sich aus der unmittelbaren Schleimhautnähe, z. B. des Kopfdarmes in die Tiefe begäben. Beispielsweise würden die Lymphoglandulae cervicales prof. letzten Endes aus der Kopfdarmwandung „emigriert“ sein und wären in jeweilig verschiedenen Schichttiefen des Halsbindegewebes „stationär“ geworden<sup>1</sup>. Man könnte vergleichsweise dabei denken an die freilich

<sup>1</sup> Diese Auffassung ist mir nur aus dem Gedächtnis in Erinnerung. Die lit. Quelle, in der ich davon las, habe ich noch nicht wiederfinden können.

nur im Dynamischen entfernte Ähnlichkeit mit der Besiedelung des bindegewebigen Milieu interne durch vegetative Ganglien vom Neuralrohr her: Wie diese bei der Wanderung ihre nervösen Verbindungen, so würden die abwandernden Lymphknotenanlagen auf ihrem Wege die Lymphgefäße, gewissermaßen hinter sich her, ausentwickeln; vielleicht gespurt durch Gefäße, in deren periadventitiellen Scheiden sich ja typische Ansiedlungsorte für Lymphozyten ergeben. Diese „echten“ Lymphknoten bleiben also hier ebenfalls weitgehend außerhalb der Diskussion.

Es wird im folgenden nur gefragt nach dem „diffusen“ oder „einfachen“ subepithelialen wandständigen lymphatischen Gewebe der Schleimhäute. Dies ist fast ganz und gar auf die inneren Körperoberflächen konzentriert und besiedelt in bestimmter Ordnung die wichtigsten Hohlorgane: Die Darmrohrschleimhaut vom Mundeingang bis zum After; den Atemweg vom Naseneingang ab, samt den Schleimhäuten der Nasennebenhöhlen sowie der Tube und des Mittelohres und seiner Nebenhöhlen, und weiter durch den Kehlkopf die Schleimhautwände des Bronchialsystems bis tief hinab in die Lungen hinein. Auch die Schleimhautwandung der Harn- und Geschlechtswege ist in besonderer Weise lymphatisch versehen. Schaffer faßt in seinem Lehrbuch (1933) alle diese und ähnliche Besiedlungen unter dem Begriff „periphere Lymphknötchen“ zusammen (S. 301).

Eruiert man nun an mikroskopischen Präparaten die spezielle Form der Besiedlung und ergänzt man diese Beobachtungen durch sorgfältiges Studium der Angaben und des Abbildungsmateriales in den großen Lehr- und Handbüchern der Histologie, der vergleichenden Anatomie und Histologie und der Entwicklungsgeschichte, und zwar nicht nur bzgl. des Menschen, sondern auch bei Tieren, so bekommt man den Eindruck, daß durchgängig die Besiedlung nur Flächenstrecken, größere oder kleinere Flecken, Ringe oder gar nur Punkte der Hohlorganinnenflächen betrifft; und zwar fast ausnahmslos nur solche Orte, an denen Drüsen münden.

Ausnahmen bilden nach alten Angaben Schaffers in dieser Hinsicht die Rosenmüllerschen Drüsen und die Drüsen zwischen dem Hinterwand der Nasenscheidewand und der Rachenmandel; freilich widerspricht dem neuerdings G. Jossifow (1930) S. 46.

Die dazwischen gelegenen, oft weiten Gebiete, sind entweder überhaupt frei von irgendwelcher ins Auge fallenden lymphozy-



tären Besiedlung oder aber, ganz selten, findet sich wohl ein einzelner mückenschwarmartiger Lymphozytenhaufen oder ein Solitärfollikel ganz für sich allein. Aber selbst in diesen Fällen — ich denke hier an solche Angaben über die Vaginalschleimhaut bei Ellenberger und Schumacher (1914) und bei Schröder in Möllendorffs Handbuch der mikroskopischen Anatomie — wird es dann vielfach nicht einwandfrei klar, ob nicht dort doch Drüsen oder — wie einige Autoren meinen — wenigstens „drüsenähnliche Epithelgruben“ vorkommen, an welche jene Lymphozytenhäufungen gebunden wären.

Übrigens, ein absolutes 100%iges Freisein von lymphozytären Elementen an drüsenfreien Orten wäre von vornherein auch gar nicht zu erwarten: Erstens gibt es bekanntlich einzelne Lymphozyten im Rahmen der übrigen Zellen der Leukoreihe ohnehin in jedem Bindegewebe und auch im Epithel jeder Mukosa; und durch gelegentliche lokale Reizungen herbeigeführte Häufungen sind nicht ausgeschlossen. Auf Grund der experimentellen Arbeiten Glimstedts über bakterienfreie Meerschweinchen (*Acta Path. et microbiol. Scand.* XXX 1936) und im Anschluß an die Studien Hellmanns (1927—1939) ist wohl die Auffassung, daß die lymphozytären Zentren der reaktive Ausdruck infektiöser Reize seien, noch eine der am besten begründeten von all den vielen Vorstellungen, die man sich von der Funktion der Lymphozyten gemacht hat. Leider befinden wir uns auf diesem Gebiet der Meinungen über die funktionellen Aufgaben der Lymphozyten sonst immer noch auf sehr schwankendem Boden: Kaum eine der vielen Behauptungen über sonstige Lymphozytenleistungen ist unwiderstritten geblieben! (Siehe E. Ludwig, *Der lymphatische Apparat*, 1936.)

An dem örtlichen Zusammengehen von Drüsen und lymphatischem Material dürfte allerdings im allgemeinen kaum ein Zweifel möglich sein. Dies möchte ich jetzt ausführen und könnte dazu an jeglichem Rohrsystem, etwa mit dem Urogenitalsystem beginnen. Lieber aber wähle ich den Digestionsstrakt, weil dieser, ähnlich wie auch der Respirationstraktus, zentraler und viel offener und gewohnter im Blickfeld der theoretischen und praktischen Interessen der Medizin gelegen ist. Was den Nahrungsweg im Vergleich zum Atmungsweg angeht, so wissen wir, daß seine Zugänge, nämlich Mund und Nase, sehr verschieden gestaltet sind, auch histologisch. Während die Lippen- und

Wangenschleimhaut des Mundes in ihrer Mukosa keine zusammenhängende lymphatische Schicht besitzt (Schumacher 1925 S. 323), finden wir die ganze respiratorische Schleimhaut der Nase, besonders stark beim Kinde, mit lymphatischem Gewebe angeschoppt. Hier finden wir nun auch überall unter dem Epithel, dicht an dicht, die „Glandulae nasales“, die nicht nur um ihre zahlreichen Ausführungsgänge, sondern sogar um ihre kleinen Drüsenkörper herum umlagert und förmlich eingehüllt sind von lymphozytären Zellschwärmen. Glandulae labiales et buccales in der Lippen- und Wangenschleimhaut gibt es dagegen viel weniger, auch liegen sie relativ viel weiter auseinander. Infolgedessen — freilich scheint das nicht ganz ausnahmslos zu gelten — ist hier nur ihre allernächste Umgebung mit lymphozytären Anhäufungen versehen (V. Patzelt, Hist. 1948, S. 377). (In der Literatur sind die Angaben darüber spärlich, wohl weil man diesen kleinen Drüsen meist keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt hat.)

Am harten Gaumen ist der vordere Teil drüsenlos; nach Klein beginnen die Drüsen vereinzelt und erst im mittleren Teil. Szontag hat (1856) hier 250 kleine Schleimdrüsen gezählt. Nach Fischer (1902) finden sich dann an der Grenze zum weichen Gaumen bei 70 % aller Erwachsenen Grübchen, die „Foveolae palatinae“, aber Schumacher (1925) macht keine Angaben über lymphoide Einlagerungen. Kurz dahinter ist der weiche Gaumen auf der Mundseite mit mächtigen rein mukösen Drüsenlagern erfüllt. Deren Drüsengänge verlaufen meist schräg abwärts gegen die Uvulaspitze zu. Diese Gegend enthält auch reichlich Lymphozyten: Tonsilläres Gewebe des weichen Gaumens (Schumacher 1925, S. 285).

Die nasale Fläche des weichen Gaumens enthält viel gemischte Drüsen in einer starken lymphatischen Packung! Anton bemerkte auch schon die häufigere Lagerung des lymphoiden Materials um die Drüsenausführungsgänge herum (s. Schumacher 1925, Schminke 1903, Schiefferdecker 1913).

Bevor ich auf den Waldeyerschen Rachenring eingehe, sei kurz von den nasalen Nebenräumen die Rede: Drüsen gibt es dort so gut wie nur an den Zugängen, wo sie nach Gaetano Cutore (1917) mächtig entwickelt sind. An diesen Ostien stauen sich auch lymphozytäre Einlagerungen! In den übrigen, also den inneren Gebieten, findet Schiefferdecker (1900) in einer Spezialuntersuchung (Heymanns Handbuch der Laryngologie B. III.

1900) oft auf mehrere Quadratzentimeter Fläche keine einzige Drüse; dort sind auch die Lymphzellen spärlich und Lymphknötchen scheinen ganz zu fehlen! Ähnlich dürfte es um die übrigen Nebenhöhlen, etwa um die des mittleren Ohres bestellt sein (s. Patzelt 1948, S. 331).

Ganz anders verhält sich aber wieder die Riechschleimhaut in der Dachnische der Nase und oben am Nasenseptum. Sie wird von Schifferdecker (1900) genauer charakterisiert: sie ist beladen mit einer Art „seröser Spezialdrüsen“, welche aber auch Schleimreaktion geben können. „Zahllose Leukozyten (gemeint sind Lymphozyten) geben der Umgebung die Beschaffenheit von adenoidem Gewebe“; auch betont Schiefferdecker ausdrücklich das Vorhandensein von solitärem Lymphonoduli in dieser Regio olfactoria.

Im klaren Bewußtsein steht jedem die lymphatische Schleimhautbeschaffenheit des sog. „Waldeyerschen Rachenringes“: also der *Tonsilla pharyngica*, *palatina*, *tubaria* und *lingualis*. Der Kliniker pflegt auch noch die lymphatische Beladung der von den Tuben abwärts ziehenden Wülste von der „Seitenstrangangina“ her zu kennen. Wie genau aber die Lokalisation der lymphatischen Verdichtungen — eventuell gebunden an sog. tonsilläre Krypten — dem hier zu beobachtenden Verteilungsmuster der Schleimhautdrüsen folgt, das ist heute keineswegs allen bewußt. Schiefferdecker hat bereits 1900 (S. 109) die Drüsen als „Anziehungspunkte“ bezeichnet. Levinstein hat 1910 auf die lymphozytäre dichte Infiltration am Arcus palatoglossus hingewiesen. Er hat darauf aufmerksam gemacht, daß diese von oben nach unten abnimmt und daß sie besonders hinten am Bogen zu finden sei: Dort, nämlich hinten, münden auch die Schleimdrüsen dieser Bögen!

Von den Einzelanteilen der *Tonsilla lingualis* ist es bekannt, daß jeder Höcker dem „Apparat“ einer Zungenschleimdrüse entspricht; der Ausführungsgang ist jeweils zu einer Krypta erweitert und immer dicht umpackt mit lymphadenoiden Massen: Daher auch die ziemlich vielen wie flache glatte Warzen aussehenden Vorwölbungen (*Papillae lenticulares*) auf dem Zungenrunde (Patzelt, Abb. 148, S. 401, Sobotta, Atlas 1929, Fig. 44, 1).

Grundsätzlich das gleiche gilt für die senkrecht herabhängende bei der Mundinspektion freilich nur teilweise übersehbare hintere Rachenwand. Die „Granula pharyngica“, welche bei der

Pharyngitis „granularis“ akut erkranken, dabei rötlich werden und anschwellen, seien an sich noch nichts eigentlich Pathologisches, meint Schumacher. Die lymphoiden Massen seien hier „wie ein Sphincter“ um die Ausführungsgänge der Schleim- oder gemischten Drüsen herumgelagert. Das sind die klassischen Fälle, derentwegen Schaffer von „Chemotaxis“ spricht. Koelliker, Flesch (1887), Stöhr d. Ä. (1891), Levinstein u. a. haben die Meinung ausgesprochen, daß „jegliche größere Anhäufung von Lymphozyten ursächlich an das Vorhandensein von Drüsenausführungsgängen geknüpft“ sei.

Jenseits des Waldeyerschen Rachenrings gelangt die Speise bald in den Oesophagus.

Fahrenholz spricht, auf Grund vergleichend anatomischer Beobachtungen (S. 126), von einer wichtigen Beziehung zwischen der funktionellen Arbeit der Mund- und Rachenspeicheldrüsen einerseits und der Weite des folgenden Oesophaguslumens andererseits; eine Verknüpfung, auf die auch Carus (1834) bereits aufmerksam gemacht habe: Je weitulmiger nämlich der Oesophagus sei, um so weniger ausgeprägt seien im Mund und im Rachen die Drüsen, welche den „Schmierseichel“ liefern. Werde die Nahrung verschlungen, aber nicht gekaut und sei außerdem das oesophageale Schlundrohr eng, so sei das ein Grund dafür, daß die Schmierseicheldrüsen im Mund und Rachen vermehrt seien. Damit hänge auch zusammen, daß Mund- und Rachendrüsen keineswegs bei allen Wirbeltieren überhaupt vorhanden seien! Denn: die Lebensweise an und für sich (unabhängig von der Weite oder Enge des Oesophagus) spiele als weiterer und sogar übergeordneter Faktor in das Ganze hinein. Den gänzlich im Wasser lebenden „feuchten“ Wirbeltieren, also etwa den Fischen, Seeschildkröten, Wasservögeln, Cetaceen fehlen nach Bütschli und Fahrenholz diese Schmierdrüsen überhaupt, oder „etwa vorhandene bilden sich in verschiedenen Graden bis ganz zurück“ (Bütschli, Vergl. Anatomie der Ernährungsorgane 1924, S. 309—310). Das ist um so verständlicher, als deren Nahrung ja nicht nur im feuchten Element ergriffen, sondern an sich ja schon glatt und schlüpfrig zu sein pflegt. Fahrenholz betont, daß die frühesten und darum auch noch ganz einfachen „Schmierdrüsen“ sich bei den Amphibien erst entwickeln; die komplizierteren Drüsen der Amnioten seien eine Neuerwerbung, die zeitlich und ursächlich an die Gewinnung der Landform geknüpft sei, wobei wegen der ganz und gar ver-



änderten Beute- und Ernährungsbedingungen erst der eigentliche richtige Anstoß zu massiger Mund- und Rachendrüsensentwicklung gegeben werde. Hinzu kommt ferner noch, die auch erst jetzt richtig einsetzende funktionelle Sonderdifferenzierung in die Drüsenarten in den verschiedenen Zweigen der Landwirbeltiere: Erst mit der Entwicklung eines auch an trockene Nahrung gut angepaßten Kauapparates kommt es zur Produktion von leichtflüssigem sog. „serösen“ „Kau- und Verdauungsspeichel“ aus typischen „serösen Drüsen“, welche demnach nur Landwirbeltieren zukommen! „Muköse“ Drüsen sind phylogenetisch die älteren. Wenn gleichzeitig seröse und muköse Drüsenabschnitte oder Drüsen vorhanden sind, kann bei nahe verwandten Landwirbeltierformen eine muköse oder gemischte Drüse, falls die Nahrung vorwiegend trocken ist, eine Metamorphose zur rein serösen Drüse durchmachen! Das berichtet Fahrenholz z. B. von der serösen Unterkieferdrüse der Nager.

Ich kann hier nicht näher eingehen auf all die anderen sonst noch möglichen Sonderdifferenzierungen, etwa zu Klebspeichel — und zu Giftspeicheldrüsen usw.; auch nicht auf die Schutzspeichelrolle, die der Speichel in mechanischer und chemischer Hinsicht spielt. Es wollen diese Andeutungen nur die große Wichtigkeit der Mund-Rachendrüsens eigens nochmals hervorheben. Denn sie läßt es verständlich erscheinen, daß diese Drüsen wie alle anderen so oder ähnlich bedeutsamen Schleimhautdrüsen einen Erhaltungsschutz beanspruchen können, den ihnen die lymphoiden Schutzringe um ihre Eingangspforten wohl bieten dürften. Vielleicht sind diese förmlichen „Rettungsringe“ aus lymphatischem Material der Grund dafür, daß nicht bei jeder Angina der ganze Drüsengürtel des Rachens unheilbar erkrankt und zugrunde geht. In dieser Sicht betrachtet würde der Waldeyersche Rachenring seine Hauptaufgabe darin haben, einen in allen differenzierten funktionellen Beziehungen aufs Sorgfältigste an die Nahrungsart und an die Art der Nahrungsaufnahme und auch wohl an die Beschaffenheit der Atmungsluft angepaßte Drüsensekrete zu liefern, nicht nur nach Menge, sondern auch nach chemischer und physikalischer Zusammensetzung. Es ist aber fraglich, und es erscheint mir ganz unwahrscheinlich, daß die Bedeutung des Waldeyerschen Rachenringes, der da an der Pforte des gesamten Verdauungstraktes liegt, seine eigentliche Aufgabe in der Lieferung von Fermentbildenden und phagozytierenden Lympho-

und Leukozyten haben sollte „zum Schutz gegen schädliche Bestandteile, die hauptsächlich mit der Nahrung und der Luft durch die davorliegenden Öffnungen in den Körper gelangen“ (V. Patzelt 1948, S. 400), oder die der Verdauungsarbeit selbst dienen. Nach E. Ludwig (1936) ist auch die „Zellemigration sicher vielfach stark überschätzt worden“. „Im Darmlumen fand Stenquist (zit. nach Ludwig) nur wenige Zellen und diese meist im Anschluß an Epithelien“. „Hellmann bestreitet überhaupt, daß Lymphozyten in größerer Menge in die Mundhöhle gelangen“ (ebd. S. 12). Nach Hellmann — und Ludwig pflichtet ihm darin bei — ist die reaktive Tätigkeit des lymphoiden Gewebes *in loco* sicher, und ich meine, daß sie hier wirklich nicht gut die Aufgabe haben kann, den Darmweg als ganzen zu schützen, sondern daß sie zunächst einmal in ganz und gar örtlichem Sinne den Schutz dieser wichtigen Drüsen übernimmt! Denn diese wie offenbar fast alle Schleimhautdrüsen sind wegen ihres zarten Epithels infektiösen Noxen gerade von außen her wahrscheinlich besonders leicht zugänglich.

Es ist auch nicht die ganze Schleimhaut selbst, die überall an jeder Stelle dieses Schutzes bedürfte: Dafür scheint mir die geschilderte Verteilung der lymphoiden Anhäufungen z. B. im Oesophagus zu sprechen; sie hält sich dort weitgehendst an die kleinen, vereinzelt stehenden Oesophagusdrüsen, um deren Ausführungsgänge bzw. Mündungen herum die lymphoiden Ringe oder doch wenigstens angelagerte Lymphozytenhaufen so gut wie immer zu sehen sind.

(Man braucht nur irgend ein Lehrbuch aufzuschlagen — ein besonders typisches Bild bietet beispielsweise die Abb. 38a und b im Benninghoffschen Eingeweideband 1944, S. 66 — um sich davon wieder und wieder zu überzeugen.)

Warum sollten denn auch die für den Verdauungsprozeß als Enzymlieferanten angesprochenen Lymphozyten auch gerade hier an den Darm abgegeben werden? Der Bautypus dieser oesophagealen „lymphoglandulären Einheiten“ ist doch hier kein anderer als etwa bei den Follikeln der Zunge; und die so oft als etwas Besonderes angesprochenen Gaumen- und Rachentonsillen gehören, wie ich meine, systematisch in dieselbe Leistungseinheit: Es gibt Tiere, die, wie manche Vögel in ihrer „Bursa Fabricii“ oder wie manche Raubtiere, z. B. die Katzen und die Hunde dicht vor ihrem Darmausgang noch ausgesprochene „Mandeln“ entwickeln, sog.

„anale Tonsillen“, die, wie man sich überzeugen kann (Ellenberger und Schumacher 1914, Oellers 1928 S. 1024) stets an anale Drüsen geknüpft sind. Es ist doch einleuchtender, hier an einen Schutz für die Analdrüsen selbst zu denken; denn die Raubvögel und Raubsäuger bedürfen wohl auch am Darmausgang eines vermehrten Gleit- und Schmiersekretes, weil sie vielerlei absolut Unverdauliches, Hartes und Sperriges in ihrer Kotsäule von sich geben, das eingeschmiert seine stark reizenden Schärfe verliert. Es wäre aber doch geradezu absurd, anzunehmen, daß ausgerechnet hier am Anus noch enzymliefernde Lymphozyten zu Verdauungszwecken abgegeben werden sollten. Und irgend etwas sträubt sich auch dagegen ohne weiteres anzunehmen, daß diese Analtonsillen ausschließlich oder in erster Linie eine allgemeine Funktion, etwa im Sinne einer allgemeinen Immunitätsschaffung ausüben sollten. Was man in bezug auf die generelle Immunitätsleistung den Gaumentonsillen zutraut, müßte man doch eigentlich billigerweise dann allen anderen tonsillären Bildungen auch einräumen. Wenn man sich aber damit die Kehlkopfmandeln oder gar tonsillären Einrichtungen an der Einmündung der Ureteren in die Blase befaßt denkt, gerät man in unglaubliche Gedanken hinein, falls man die lokale Bedeutung nicht veranschlagt. Es soll damit eine Immunität vermittelnde Rolle z. B. des Waldeyer Ringes auch nicht bestritten sein. Die beinahe zur Tagesordnung gehörigen akuten und subakuten Anginen, die am Anfang so vieler Allgemeininfektionen bestehen, deuten darauf hin, daß hier ein „Locus minoris resistentiae“ vorhanden ist. Vielleicht spielt sich hier beides nebeneinander ab: erstens der lokale Drüsenschutz und zweitens die Reaktion gegen Allgemeininfektion. Die erste Möglichkeit könnte bei der Entwicklung der Tierwelt zu ihren terrestrischen Formen die zweite nach sich gezogen haben, und sie könnte sie noch besonders gesteigert haben bei den domestizierten Formen, also vor allem auch beim Menschen. So könnte sich durch eine Art von Funktionswechsel bzw. Funktionsausweitung oder Funktionsüberhöhung neben dem lokalen Drüsenschutz, sozusagen „paraglandulär“, der aufs Allgemeine zielende Immunisierungsprozeß heraus gebildet haben. Die Volumenzunahme des Mandelgewebes nach der Säuglingszeit in der frühen Kindheit ließe sich auf die zunehmenden Gelegenheiten zu Infekten beziehen, die mit der Umstellung der Ernährung z. B. von der fast sterilen Muttermilch auf die ganz andere Nahrung und

Art der Nahrungsaufnahme (Schmierkindalter) zusammenhängt. Freilich ist die Sachlage schwer zu beurteilen, zumal manche Kliniker die Anginen nicht für den Initialinfekt, sondern als die Folge einer Allgemeininfektion deuten wollen. Für eine gewisse Anzahl von besonderen Krankheiten trifft das auch wohl zu, zumal tonsilläres Gewebe, als in dauernd rezidivierender chronischer Reizung befindlich (Graeff), sozusagen im „physiologisch-pathologischen Grenzzustand“, einen *Locus minoris resistentiae* von besonderer Labilität und Angreifbarkeit darstellen dürfte. So mag manche Tonsillitis sich auch hämatogen aufpropfen auf den schon bestehenden chronischen Abwehrherd: Scharlach, Diphtherie, Tuberkulose (Graeff). Aber man darf doch wohl nicht jede tonsilläre Erkrankung als eine in diesem Sinne von einer Septicaemie ausgehende „sekundäre“ ansehen.

Wahrscheinlich dürfte es aber, davon ganz abgesehen, gelingen, das zweifellos vorhandene räumliche Anordnungsmuster des lymphoiden Gewebes auf die Anordnung der sezernierenden Drüsen zu beziehen und dieses zugrundeliegende Drüsenmuster wiederum bei jeder einzelnen Tierart und beim Menschen zu erklären aus deren jeweils ganz besonderen Art der Ernährung bzw. aus den funktionellen Spezialbedingungen auch des Atmungsapparates und der Urogenitalschleimhaut, der Schleimhäute des Auges usw. Die Besonderheiten des Schling-, Beiß- oder Kauaktes z. B. müßten dabei ebensogut biologisch viel genauer bekannt und gedeutet sein, wie die jedesmal anderen Eigentümlichkeiten der Darmpassage, der Nahrungsformung samt ihren Nahrungsbreiaufenthalten, etwa ihrem biologischen Verweilen in spezialisierten Magen-Darmabschnitten, wie dies beim Wiederkäuer vorkommt usw., oder ihrer „unbiologischen“ Stase im m. A. nach dadurch so gefährdeten Processus vermiformis des Blinddarmes.

Wenn man in den Handbüchern der vergleichenden Histologie z. B. bei Ellenberger bezüglich der Haustiere (1911) oder bei Ellenberger-Schumacher (1914), bei Fahrenholz u. a. nachsieht, dann gewinnt man zwar in dieser Hinsicht die volle Klarheit noch nicht, aber man wird doch auf viele Dinge aufmerksam, die unter diesem Aspekt zum ersten Male sinnvoll erscheinen. Ich will in dieser Hinsicht nur wenige Beispiele anführen: Etwa die Zungenbodentonsille *Tonsilla paracaruncularis sublingualis*,



Ackerknecht (1912), Virchow (1913) beim Pferd, Hamacher (1906) bei der Ziege, an den Ausführungsgängen der Unterzungendrüse; oder die mit der Tränendrüsentätigkeit zusammenhängenden lymphoiden Ansammlungen und Knötchen um den Tränensack beim Pferd (Ellenberger und Hirt 1914, S. 29/30) oder diejenige in der Konjunctivaltasche, welche letztere gerade dort „einen besonders drüsenartigen Eindruck“ macht und hier sehr viel Becherzellen aufweist (Fig. 435, S. 333); oder die Anhäufung im dritten Augenlid beim Schaf, wo in Verbindung mit der Nickhautdrüse eine „Augentonsille“ gebildet ist, die u. a. auch Pferd, Schwein, Hund, Katze und Rind besitzen (S. 436).

Und es paßt gleichfalls in diese Auffassung hinein, wenn z. B. vom Pansen (Rumen) der Wiederkäuer (S. 174) gesagt wird, daß er „weder Drüsen noch Lymphknötchen“ besitze; und auch vom Psalter wird von der Abwesenheit lymphoiden Gewebes bei gleichzeitigem Fehlen von Drüsen berichtet (S. 177).

Mit diesen Bemerkungen über gewisse Abschnitte des Magens ist der Schilderung unseres Ernährungsweges örtlich schon etwas vorgegriffen; wir wollen den Faden der Darstellung wieder aufgreifen: Der Oesophagus ist bei verschiedenen Tierformen und in seinen verschiedenen Abschnitten mehr oder weniger stark mit Drüsen versehen. Der Hundoesophagus ist voller Drüsen, der des Schweines führt die Drüsen überwiegend nur in der ersten Hälfte mit zahlreichen drüsenanliegenden Lymphknötchen (Ellinger und Hirt 1914). Ist ein Kardialdrüsenteil gut ausgeprägt, dann ist er auch immer stark mit lymphoiden Zentren durchsetzt (daselbst Fig. 275 c). Bei Vögeln kommt eine ausgesprochene „Oesophagus-tonsille“ vor.

Bezüglich des Magen- und Darmweges kann ich mich kurz fassen. Hier steht ja vom Magenanfang bis gegen den Anus hin sozusagen kontinuierlich Drüse an Drüse dicht nebeneinander, ganz gleich ob es sich dabei nur um die magensaft- und schleimliefernden Glandulae gastricae propriae handelt, um die Lieberkühnschen Krypten, um das mit Becherzellen besetzte sezernierende evertierte becherzellreiche Epithel der Dünndarmzotten oder um die plumpen reagensglasförmigen invertierten Schleimdrüsen im Kolon und Rectum. Dieser dichten Anordnungsweise entspricht nun völlig eine ebenso dichte und kontinuierliche homogene Einlagerung mit Lymphozyten in der Schleimhaut! Man kann die Mukosa des Darms vom Mageneingang ab als eine ein-

zige zusammenhängende lymphoide Schicht bezeichnen. Daß in diesem ganzen Magen-Darmbereich — im Gegensatz zum Oesophagus mit dessen schütterten, fleckenweisarealen Drüsenanordnung — trotz des lymphoiden Kontinuums Intensitätsmaxima superponiert sind, nämlich die „Noduli lymphatici solitarii“ und die „Noduli lymphatici aggregati“ ist ein Sachverhalt, der einer weiteren Erklärung bedarf, die heute noch nicht voll befriedigend gegeben werden kann; er berührt aber die hier erörterten hauptsächlichsten Zusammenhänge nur sekundär. Es erhebt sich hier die Frage, worauf denn die „Lokalisation“ der Noduli lymphatici bezogen werden könne, wobei die solitären uns die geringste Sorge zu bereiten brauchen. Deren Lokalisation wird heute mit Stöhr wohl ziemlich allgemein als eine durchaus temporäre und örtlich wechselnde aufgefaßt. Diese Noduli kommen und verschwinden in einer topischen und zeitlichen Ungebundenheit, die dem Funken im Flammenrauch verglichen werden darf (s. Petersen, „Histologie“ 1931, S. 494). Warum sollte auch die reaktive Tätigkeit dieser lymphatischen Zentren nicht je nach dem bakteriellen örtlichen Anlaß einmal hier, einmal dort erfolgen?

Etwas anders, und für den Erklärungsversuch doch schwieriger, liegen die Verhältnisse für die *Agmina Peyeri* im Ileum, welche aber auch im Jejunum und sogar noch aufwärts im Duodenum gefunden werden können (Rauber-Kopsch, 16. Aufl., 1941, S. 101)! Diese relativ wenigen — nämlich 20–30, im allgemeinen höchstens 12 cm langen, in seltenen Fällen freilich viel längeren bandartigen „Organe“ liegen gewöhnlich, aber nicht immer, gegenüber dem Mesenterialansatz (Heidenreich, H. Braus und A. Frantzmänn, Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. VI). Die Bezirke sind dabei sehr zottenarm und werden von netzig angeordneten Lymphgefäßwegen umgeben; ob diese Bezirke, die Hunderte von Follikeln enthalten können, im allgemeinen ursprünglich krypten- oder drüsenreicher sind als die sonstige Darmwand, scheint nicht untersucht zu sein. (Wenn man nicht auch bei ihnen, trotz ihrer geringen Zahl, wie bei den Noduli solitarii an eine ähnliche Zufälligkeit des Erscheinungsortes zu glauben geneigt ist — eine eindeutige strenge Lokalisation besteht nach obigen Angaben ja sowieso nicht, wie ja auch ihre Zahl schon wechselt — muß man nach anderen Gründen suchen.

Vielleicht ist aber ihre Lokalisation doch relativ gebundener als die der solitären Haufen, etwa an ein besonderes Gefäßmuster. Mög-

licherweise könnte sie sogar erblich festgelegt sein, und es soll hier mit aller fragenden Vorsicht hypothetisch der Verdacht geäußert werden, ob nicht phylogenetisch besondere Drüsenansammlungen gerade an diesen Orten verursachend hineinspielen. Eine ältere Arbeit von Klaatsch (Morphol. Jahrb. XIX, 1893) könnte diese Vermutung vielleicht etwas stützen. Klaatsch berichtet und belegt auch im Bild, daß bei *Echidna* am Aufbau der Peyerschen Plaques ausschließlich an diesen Orten stehende und durch die Muscularis mucosae erst in die Tiefe der Wand hinreichende Drüsenkonvolute beteiligt sind.

Klaatsch zitiert auch Retterer und Stöhr sen., welche ganz ähnliche Verhältnisse beim Meerschweinchen und bei der Katze gesehen haben. Die Entwicklung der Peyerschen Platten soll noch beim Menschen mit besonderen Epitheleinsenkungen in die Tiefe anheben, welche Patzelt (Wien. klin. Wchschr. 1933) beschrieb und die vielleicht als ein letzter abortiver Rest einer Ausführungsgangentwicklung gedeutet werden könnten, wie sie sich sonst im Rahmen von Drüsenentwicklungen ereignet. Tatsächlich wurden auch diese grubigen Vertiefungen von einigen (z. B. Bromann, Anat. Anz. 44, 1913) für rudimentäre Drüsenanlagen, nämlich für „Pankreasanlagen“ gehalten.

Solche Gedankenverbindungen mögen befremden; besonders, weil die Frage, ob überhaupt eine echte stationäre Lokalisation der Agmina Peyeri existiert, noch nicht geklärt ist!; man muß aber, glaube ich, die Dinge auch in dieser Richtung ganz neu untersuchen.

Wir wollen die Frage zum Anlaß nehmen, jetzt die entwicklungsgeschichtliche Seite unseres Problems zu studieren.

Die entwicklungsgeschichtlichen Lehrbücher machen entweder gar keine oder meist nur sehr sehr knappe Angaben zum Problem der Ortsentwicklung des lymphoiden Gewebes. Meist klingt die hier gestellte Frage nicht einmal an! Trotzdem kann man, wenn man gewisse Spezialarbeiten hinzunimmt, aus den Feststellungen der betr. Autoren doch zunächst einmal entnehmen, daß die lymphozytäre Besiedlung der Mukosa überhaupt, und auch die Bildung von Lymphfollikeln im besonderen, anscheinend immer erst nach der Entwicklung der ortsständigen exokrinen Drüsen anfängt. Das scheint, soweit ich sehe, ausnahmslos für alle lymphoiden Häufungen im Digestionstraktus zu gelten. Wahrscheinlich gilt es aber auch für den Atmungsweg und die Harn-Geschlechtswege. Jedenfalls habe ich bisher gegenteilige Feststellungen nirgends verzeichnet gefunden. Die funktionelle Seite der These von der „lymphoglandulären Einheit“ erfährt damit eine entwicklungsgeschichtliche Basis und Ergänzung: Denn es zeigt sich in diesen entwicklungsgeschichtlichen Ereignissen der „prae funktionelle“ — im Sinne von W. Roux

bereits vorbereitete Zusammenhang zur späteren Funktionseinheit. Vielleicht ist es erlaubt, den tatsächlichen Beginn der Funktion an den Zeitpunkt zu setzen, an welchem zuerst die follikulären Anhäufungen mit den reaktiven Aufhellungen (Reaktionszentren Hellmanns) erscheinen. In dieser Hinsicht sind die Angaben recht einhellig. Nur in der Milz scheinen vereinzelte Noduli vor der Geburt beobachtet worden zu sein; sonst wird angegeben, daß die Reaktionszentren hauptsächlich erst nach der Geburt, also erst nach jenem Zeitpunkt auftreten, an welchem der Organismus aus seiner — ob freilich mit Recht? — allgemein angenommenen intrauterinen oder intraovulären Sterilität heraustritt und dann erstmalig Infekten aus der Umwelt heraus ausgesetzt ist. Dieser Kausalzusammenhang erscheint durch die experimentellen ausführlichen messenden und histologischen Beobachtungen von Gösta Glimstedt (Kopenhagen 1936) an bakterienfrei aufgezogenen und bakterienfrei ernährten Meerschweinchen gesichert, bei welchen es zu einer sehr starken quantitativen Entwicklungshemmung des lymphatischen Systems kommt: Und zwar nicht nur der mesenterialen, bronchialen Lymphknoten usw., sondern gerade auch des subepithelialen „peripheren“ lymphoiden Gewebes in der ganzen Darmschleimhaut (S. 264, Abb. 34, 35, 40 und 42, S. 229). „In keinem Fall haben bei den bakterienfreien Tieren Sekundärknötchen festgestellt werden können“ (S. 235), welche nach Glimstedt und Hellmann als das eigentliche „Verteidigungsorgan“ (S. 240) im Rahmen des Lymphozytenbildenden Gewebes gelten müssen. Auch dessen Lymphozytenbestand an sich war stark herabgesetzt, was Glimstedt wieder auf das Fehlen der Bakterien bezieht (S. 241), welche entweder selbst oder deren Gifte von den Lymphozyten bekämpft werden. Glimstedt bestätigt also die von Hellmann 1919 und 1921 schon aufgestellte Lehre von der reaktiven Natur der Zentren, die ja von vielen Fachleuten heute angenommen ist (s. Aschoff 1926, v. Albertini 1936).

Ob die sekundären Follikel daneben zugleich auch Lymphozyten bilden, ist in unserem Zusammenhang unwichtig, wird aber auch (nach E. Ludwig 1936) der Fall sein. V. Albertini hält die Zentren zugleich für die Regulatoren dieser lymphopoetischen Funktion, die vor allem vom umgebenden „Grundgewebe“ geleitet werde.

Bakterien und Bakteriengifte sind also wohl die Reizmittel, welche die Sekundärknötchen mit den Reaktionszentren Hell-



manns zur Entwicklung bringen (S. 245). In Glimstedts Versuchen an bakterienfrei aufgezogenen Meerschweinchen waren wohl wegen dieser Zusammenhänge im lymphoiden Gewebe z. B. des Dünndarmes „die Peyerschen Plaques so involviert“, ... „daß sie sich nicht gegen das umgebende Gewebe abgrenzen ließen“; sie waren nach Glimstedt sozusagen einer — bakteriellen „Inaktivitätsatrophie“ (S. 261) anheimgefallen. „Diese Auffassung wird durch den Umstand gestützt“ ... „daß die mesenterialen, zervikalen und die bronchialen Lymphknoten sowie das lymphatische Gewebe des Darmes in ihrer Entwicklung gehemmt waren. Mund und Rachen, Luftröhre mit Lungen sowie Darmkanal sind die Körperteile, die normal in die engste Berührung mit Bakterien treten“ ... „hier ist aber auch bei den bakterienfreien Tieren die stärkste Entwicklungshemmung im lymphatischen System vorhanden“ (S. 261/62).

Wir können also vermuten, daß die Entwicklung der Sekundärknötchen ausgelöst wird durch eine Art von „formativem Reiz“ (Herbst), den die Bakterien oder ihre Toxine, allerdings erst recht spät, nämlich hauptsächlich erst nach dem Auskriechen oder Ausschlüpfen, bzw. beim Säuger und damit beim Menschen (z. B. im Processus vermiformis) erst nach der Geburt zur Wirkung bringen können.

Wie aber steht es mit der vorgeburtlichen Entwicklung der lymphoiden Organe?

Darüber ist eine Darstellung im Allgemeinen bisher meines Wissens nicht versucht worden. Die literarischen Angaben beziehen sich jeweils nur auf ganz besondere lymphatische Bildungen, wie etwa auf die Tonsilla pharyngica, die Tonsilla palatina oder lingualis, auf die Tonsilla analis der Raubtiere, auf die Peyerschen Platten usw. Aber es läßt sich doch aus vergleichbaren Zügen ein allgemeines Bild über den Bildungsweg aller aus diesen Angaben entwerfen, und das ist das folgende:

Häufig, wenn auch nicht immer, ist diese früheste Entwicklung verknüpft mit Veränderungen an der Darmwandoberfläche: Diese können bestehen in feineren oder gröberen Runzelungen oder Faltungen, auch in Taschenbildungen u. dgl. mehr. Es wäre noch nachzuprüfen, ob solche manchmal makroskopisch sichtbaren Veränderungen im Oberflächenrelief stets nur die einfache Folge von Epithelwachstumstauchungen in die Fläche wegen behindernder Enge am Ort der Bildung sein könnte. So etwas würde die

Mukosa-Faltungen der Tonsilla pharyngica, die ja geradezu wie Schleimhautzusammenschiebungen erscheinen, gut erklären. Auch die Zerklüftungen der Tonsilla palatina könnte man sich, wenn auch weniger leicht, derartig entstanden denken, zumal ja auch die Gaumenmandel wie die Rachentonsille sich in der bedrängten Enge einer ausgesprochenen Darmwandnische entwickelt. Daß demgegenüber die Tonsilla lingualis keinerlei Faltungen aufweist, wäre gut begreiflich, weil nämlich an ihrem Bildungsort auf der breiten konvexen Wölbung des Zungengrundes Raumschwierigkeiten in der erwähnten Hinsicht nicht überwunden werden müßten.

Nun kommt in jedem Fall noch etwas weiteres hinzu, ohne dessen Erwägung das Bild von den allgemeinen Zügen einer „tonsillären Entwicklung“ unvollständig wäre: Das ist, außer einer etwaigen Faltung, noch eine regelrechte Epithel-Einsenkung, fast, wie wir es bei der Entwicklung exokriner Drüsen zu sehen gewohnt sind: d. h. eine Wachstumsproliferation von zunächst noch soliden epithelialen Zellsträngen, die sich von Fall zu Fall von der Epitheloberfläche ausgehend, verschieden breit und verschieden tief in das unterlagernde Mesenchym hineinschieben; dabei spalten sie sich auf und bilden im gegebenen Falle ein dreidimensional verzweigtes Geäst, welches die größte gestaltliche Verwandtschaft mit dem Verzweigungssystem einer oder mehrerer vereinigter Drüsengangsbäume aufweist; eine Verwandtschaft, die so weit gehen kann, daß die histologischen Bilder der verglichenen Sprossungssysteme zum Verwechseln ähnlich werden können. B. Arey (J. of Anat. Bd. 80, 1947), der ganz neuerdings die Entwicklungsverhältnisse der Rachentonsille untersuchte, sah diese „Drüsen“-Sprossungen des Epithels bei menschlichen 80-mm-Embryonen (seine Fig. 6); Arey fand bei 125-mm-Embryonen in den tiefsten Anteilen des Geästes sogar Kanalisierungen und Lumina, an deren Wandung er auch Drüsenzellen gesehen hat! Bei 135-mm-Embryonen kommt es endständig zu ausgesprochen kolbigen Dilationen. Es kann auch in anderen Fällen zu solchen Hohlraumssystemen kommen, welche dann bald von spärlichen Lymphozyten umschwärmt werden; erst hinterher kommt es dann zu jenen oben schon erwähnten groben, mehr auf Faltungen beruhenden Krypten, deren Wände dann jetzt wie die Wandungen von Höhleneingängen erscheinen, in deren Tiefe erst jenes verzweigte und viel engere Kanalsystem beginnt bzw. mündet, das mit den hohl gewordenen, aufgetriebenen „Drüsenblasen“ blind endigt.

Dieser Entwicklungstypus gilt wohl im Prinzip für alle tonsillären Bildungen. Auch in den Arbeiten von Minear (Anat. Rec. 70, 4. H., 1938) sind—in diesem Fall für die Gaumensillille—ganz ähnliche Bilder erläutert; nur daß hier der Typus insofern Einschränkungen erfährt, als zahlreiche Abschnürungen im Fundusgebiet des Verzweigungssystems stattfinden, die noch eine Zeitlang als isolierte, epitheliale „Drüsen“bläschen am Ort liegen bleiben, um erst später aufgelöst zu werden. Sollte es sich dabei nicht um degenerierende Drüsenanteile handeln? Dann wäre dadurch vielleicht der Weg frei für eine vereinheitlichende Betrachtung aller tonsillären Bildungen, ein Weg, der bisher trotz vieler Entwicklungsähnlichkeiten doch nicht frei war von Hindernissen.

Diese Hindernisse liegen vor allem in folgendem: Durchweg münden, wie es bei den Zungentonsillen der Fall ist, wie es aber auch Minear bei der Rachentonsille gefunden hat, oder wie wir es von den kleinen tonsillären Bildungen der Pharynxrückwand kennen oder wie es in der Oesophaguswand auch die Regel ist, die betreffenden Schleimdrüsen in die Tiefe der Krypte. Allein, nur bei der Gaumensillille liegen die Verhältnisse insofern anders, als hier die Drüsen nicht ausschließlich, sondern nur teilweise in die „Taschen“ einmünden! F. Schlemmer (Z. f. Hals-, Nasen-, Ohrenheilk. 4, 1923, S. 440) gibt sogar an, daß bei der Gaumensillille Drüseneinmündungen in die Krypten im ganzen selten vorkommen. Das gleiche berichtete auch Schaffer bereits 1920. Gerade dies habe klinisch die Bedeutung, daß diese Gaumen-Tonsillen zur Eiterpfropfbildung praedisponiert seien, da nämlich nur bei ihnen der Drüsenspeichel nicht alle Krypten aus der Tiefe heraus von ihrem Detritus leer spülen könne und sie damit reinigen könne, wie das sonst bei allen übrigen Tonsillen der Fall sei.

Muß darum das Prinzip vom „lymphoglandulären Schutzverband“ aufgegeben werden? Ich glaube nicht; denn, erstens besteht ja auch trotzdem immer noch das nahe räumliche Beieinander von lymphoidem Gewebe und den Drüsenausführungsgängen; zwar sind die Ausführungsgänge durch die mächtigen Faltungen etwas abgedrängt, aber sie sind doch auch am Rande immer noch in einem überreichlich mit Lymphozyten vollgestopften Gebiet gelegen. Es wäre auch denkbar, daß ein Zustand bloßer Krypten ohne Spüldrüsen kein primärer, sondern ein sekundärer wäre. Wenn Hammer 1903 (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61) gerade von der Tonsillarentwicklung sagt: „Teile der Sprossen

können sich ablösen, gehen aber zugrunde“ (s. darüber auch bei Grosser in Keibel-Mall Bd. II, 1910, S. 448 u. f.), so sieht das geradezu nach Hemmungserscheinungen in der Ausbildung — final gesprochen — eigentlich „beabsichtigter“ Schleimdrüsen aus, die sich aber nur am freien Rande wirklich ausentwickeln könnten, wogegen sie im Mittelfeld der Tonsille unter mit Verhornungserscheinungen einhergehenden Abstoßungen und Degenerationen von Drüsenrudimenten fehl verlaufen würden. So wäre es zu erklären, daß sich im Fall der Gaumentonsille, und zwar nur in deren Mittelfeld die kontinuierliche Fortsetzung von Drüsengängen in die Krypten nicht ausbilden würde.

Vergleichend anatomisch betrachtet spielt wahrscheinlich noch etwas weiteres hinein: Vergleicht man, wie Asverus (Nov. Act. Leop. Carol. Bd. 29) es bereits 1861 tat, die Gaumentonsillen vieler verschiedener Tierformen untereinander, so ergibt sich, daß man sie gestaltlich in einigen fortschreitenden formalen Reihen einordnen kann. Z. B. existiert beim Kaninchen nur eine einzige und einfache flache Tasche; beim Rind, Schaf und beim Menschen aber weist diese mehr oder weniger zahlreiche sekundäre Wandfaltungen auf, die sich nun, von Fall zu Fall, weil sie mit soviel lymphoidem Gewebe vollgepackt sind, als Gesamtkomplex entweder in die hohlen Rachenräume hinein, oder aber gerade entgegengesetzt, in die eigene Pharynxwandung hineinstülpen müssen. Die Wände könnten also teilweise aufgefaßt werden als durch äußerste Massenzunahme des lymphoiden Gewebes ins Flächenwachstum gedrängte Oberflächenstrecken, die durchaus nicht gänzlich mit erweiterten Drüsenausführungsgängen identisch sein würden. So wäre erklärlich, daß die letzteren nicht alle ausgespült werden können, da ja nicht jeder Teil der gefalteten Strecken einem Drüsengang anliegen müßte.

Eine andere hypothetische Möglichkeit ist, daß im tonsillären Mittelfeld der Gaumenmandel, eben wegen der dort lokalisierten enormen Zunahme an lymphatisch untermauerter Wand, die Drüsenentwicklung schon frühzeitig förmlich „stranguliert“, erdrückt würde, während sie in den freieren Randpartien relativ frei und ungestört weiter zu Ende gehen könnte. Es wird nicht ganz leicht sein, diese Alternative zu prüfen und zu entscheiden. Leider ist das lymphoglanduläre Bezugsverhältnis in seiner Histogenese immer nur in anderer Richtung untersucht worden. Die eben erörterte Vorstellung setzt — allgemein — voraus, daß der



Drüsenbestand erstens kein absolut fester und zweitens kein absolut massenmäßig begrenzter Besitz wäre, sondern daß er vielmehr in beider Hinsicht Wandlungen unterworfen sein würde. Diese Meinung hat in der Tat sehr viel für sich: Vergleichend-anatomisch gesehen schwankt nämlich, wie eine Durchsicht der Fahrenholzschen Darstellungen über die Mundhöhlendrüsen ergibt (Handb. d. vergl. Anat. III, 1937), der Drüsenbesitz an bestimmten Einzeldrüsen sehr erheblich! Dasselbe gilt nach Hellmann auch (Hellmann 1927, Handb. S. 275 ff.) vom lymphoiden Gewebe, welches zwar bei allen Vertebraten vorhanden ist, aber nach Kingsbury (1912) erst von den Amphibien ab „in Form von etwas besser abgegrenzten Organen“ auftritt. „Innerhalb der verschiedenen Tierordnungen ist in der Regel entweder der ganze Schlundring ausgebildet“ . . . „oder der eine oder andere seiner Bestandteile fehlt gänzlich“. (Zit. nach Hellmann S. 275.) Z. B. fehlen nach den Angaben verschiedener Autoren (s. a. Martin 1922) die Gaumentonsillen bei einigen Nagern wie Ratte und Maus völlig (v. Rapp 1939, Äsverus 1861, Schmidt 1863, Killian 1863, Hammar 1902). Dagegen fehlt anderen Nagern, wie dem Hasen und Kaninchen die Rachentonsille (Hett nach Digby 1919, zit. nach Hellmann 1927). Killian (1888) stellte auf Grund seiner Untersuchungen fest, daß die letztere auch beim Menschen gelegentlich nicht zur Entwicklung kommt (Gegenbauers Morph. Jahrb. XIV, S. 669). Darum legt er Wert darauf, bei den vergleichend anatomischen Untersuchungen jeweils stets eine ganze Reihe von Individuen zu untersuchen, um sicher zu sein, ob die betr. gefragte Tonsille auch wirklich da sei oder fehle. Killian empfiehlt ferner, nur junge Tiere dazu zu benutzen, da sich die Tonsillen im Alter teilweise zurückbilden; außerdem komme es sehr auf den Ernährungszustand der Tiere an und überhaupt auf ihre ganze Lebensweise (S. 694). Wohl darum besitzen manche unter den Rodentiern den ganzen Rachenring überhaupt nicht (S. 695). „Der Grad der Entwicklung knüpft sich niemals an den Rang, den eine Art in der systematischen Reihe einnimmt.“

Killian geht auch als einer der wenigen auf die Fragen der lymphoglandulären Beziehungen ein, die uns hier so interessiert. Das so gut wie regelmäßige Zusammentreffen von „azinösen“ Drüsen und „adenoidem“ Gewebe war ihm bei seinem sehr breit angelegten, vergleichenden Untersuchungen doch so auffällig, daß

er in dieser Hinsicht „ein Gesetz, vielleicht eine genetische Wechselwirkung“ vermutete. Aber Killian gab diesen Gedanken wieder auf, da ihm erstens die Vergleichung der einzelnen Befunde kein klares quantitatives Parallelverhältnis zwischen der Menge des adenoiden Gewebes einerseits und der Menge der azinösen Drüsen andererseits erbrachte. Zweitens stieß sich Killian daran, daß ausnahmsweise beim Krokodil und bei *Lacerta agilis* „adenoides“ Gewebe auch ohne Drüsen vorkäme. Darum richtet er seine ganze Aufmerksamkeit ausschließlich auf die oben schon berührte Frage nach der Auswanderung der Lymphozyten in den Darm hinein und betont ihre mögliche Mitwirkung an der Verdauungsarbeit und ihre Abwehrtätigkeit gegen die allgemeinen Schädlichkeiten aus der Atemluft und der Nahrung. Damit vertritt er jene Meinung bezüglich der Lymphozytenfunktion, die auch heute noch vielfach angenommen wird. Daß sie, jedenfalls in dieser alleinigen Form, nicht aufrecht erhalten werden kann, darauf ist oben u. a. im Zusammenhang der Beurteilung der Tonsilla analis bereits hingewiesen worden!

Was nun das quantitative Verhalten zwischen den übrigen ja auch nach Killian so gut wie immer vorhandenen Drüsen zum lymphoiden Gewebe angeht, so sind die sehr alten Angaben Killians (1888), nach heutigem Wissen und jetziger Technik zu urteilen, doch mit Vorsicht zu bewerten. Wir wissen inzwischen auch, daß die Menge des lymphoiden Gewebes von den verschiedensten Stoffwechselbedingungen abhängt: Hunger, Winterschlaf, Krankheiten, unphysiologische Haltung (z. B. auch bakterienfreie Aufzucht in geringem Umfange) beeinflussen die Menge des lymphoiden Gewebes mehr oder weniger stark. Es ist die andere Frage dabei noch gar nicht untersucht und noch gänzlich offen, ob nicht die „dahinter steckenden Drüsen“, sei es in ihrer Leistung, sei es in ihrer Menge, ihrerseits davon abhängig, Veränderungen erfahren, wobei übrigens in keiner Weise ausgemacht wäre, ob diese Änderung in jedem Falle eine gleichsinnige sein müßte. Im allgemein dürfte das freilich angenommen werden. Genauere quantitative Messungen sind schwierig; und was die bloße Abschätzung des adenoiden Gewebes angeht, so müßte jedesmal angegeben werden, ob auch das „diffuse“ Gewebe gerechnet wurde, wie es als sog. „lymphoide Schicht“ z. B. in der respiratorischen Nasenzone vorhanden ist. Die alten Angaben scheinen sich aber häufig auf die Follikel allein zu beziehen und diese außerdem

zu wichtig zu nehmen. Und schließlich: nicht jede Schnittlage ist geeignet, die Drüsen und ihre Menge richtig festzustellen. Darum glaube ich den alten Angaben Killians nicht zu viel Gewicht beilegen zu sollen, zumal es sich um Angaben offenkundiger Ausnahmen bei niederen Wirbeltieren handelt. Auf jeden Fall haben wir es bei der „lymphoglandulären Einheit“, wenn auch nicht mit einem Gesetz, so doch sicher mit einer biologischen Regel zu tun. Diese wird jedem unmittelbar einleuchten, der sich die Mühe macht, das ungeheuer reiche Abbildungsmaterial in den betreffenden Handbüchern zu sichten und viel Präparate studiert.

Killians Angaben sind übrigens z. T. nicht bestätigt, teilweise aber auch widerlegt. So findet Drews (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24) beim Meerschweinchen Tonsillen mit mitosereichen Noduli (s. auch Oppel, vgl. mikr. Anat. 1900, III, S. 64), wo früher von F. Th. Schmidt (1863) „Follikelgewebe vermißt wurde“ (Z. f. wiss. Zool. XIII, S. 221—302). Ich vermute, daß in den älteren Angaben mancher Befund als „negativ“ angesehen wurde, bloß weil die follikulären Knötchen fehlten. Über *Lacerta agilis* und das Krokodil habe ich freilich „entlastende“ Angaben bisher nicht auffinden können; es wird eben, obgleich viele Angaben vorliegen, von den Autoren fast nie über beides, nämlich sowohl über die exokrinen Drüsen wie über das lymphoide Gewebe im Zusammenhang berichtet.

An dieser Stelle mag es auch erlaubt sein, auf die Frage etwas einzugehen, ob das lymphoide Gewebe im Sinne einer chemischen Affinität eine ganz bestimmte Neigung zu einem besonderen Drüsentypus hätte; das scheint tatsächlich der Fall zu sein, obgleich die lymphoiden „Schutzgürtel“ bei den meisten bekannten mukösen und serösen Drüsen in gleicher Weise vorkommen: Die Drüsen der Zungenfollikel, welche gemischter Natur sind, haben ihren lymphoiden Schutzring, aber auch die rein serösen Tränendrüsen und die Ebnerschen Spüldrüsen der Zunge an den umwallten Papillen sind ganz ähnlich versehen. Auch die serösen Drüsen in den Blätterpapillen am Zungenrand sind oft lymphatisch umpackt (Brücher 1884, zit. nach Stadtmüller, Hdb. d. vergl. Anat. Bd. V, S. 992). Nur gibt es da große quantitative Unterschiede: Die Ausführungsgänge der Spüldrüsen sind manchmal nur von einem oft nicht einmal sehr dichten Lymphozytenschwarm umgeben (Papillae circumvallatae). Die Ausbildung kondensierter Lymphonodi mit reaktiver Aufhellung kann also ganz unterbleiben. Andere Drüsen aber, z. B. die holokrinen Talgdrüsen, scheinen so gut wie ganz frei zu bleiben von lymphoiden Schutzgewebe. Und auch die Schweißdrüsen und die

ihnen ähnlichen Duftdrüsen scheinen das lymphoide Gewebe ziemlich oder gänzlich entbehren zu können. Es wäre denkbar, daß das Vorkommen des lymphoiden Gewebes, welches also nicht an jeglicher Drüse zu finden ist, gar nicht von der Qualität der chemischen Drüsenleistung abhängt, sondern vielleicht einfach eine Funktion zur Verletzlichkeit ist und damit an die Eigentümlichkeiten des Wandbaues der betreffenden Drüsen gebunden wäre, die wir genauer noch nicht in jedem Falle abschätzen könnten. Unter einem geschichteten Pflasterepithel, wie etwa unter dem außerdem noch verhornten und gefetteten epidermalen Epithel der Haut oder unter dem geschichteten Mund- und Oesophagusepithel oder unter jenem der Vaginalschleimhaut erübrigt sich wahrscheinlich ein lymphoider Schutz an und für sich weitgehend, weil die Durchdringbarkeit dieser Epithelarten für Bakterien und vielleicht auch für ihre Noxen nur gering ist. Auch dürften die Bedingungen für die Ansiedlung der lymphoiden Schutzläger unter solchen Epithelien vielleicht ungünstig sein, wenn sie überhaupt möglich sind. Es scheint, daß ein Epithel durch Herabsetzung seiner Schichtdicke oder durch sonstige Alterationen (Durchwanderungsmöglichkeiten) in die Gefahr leichterer Infektionsläsionen gebracht werden kann; ohne Infektion sammeln sich aber die Lymphocyten möglicherweise gar nicht. Es ist auffällig, daß es immer die weichen, die zarten und also die dünnen Epithelien sind, — und derartig sind ja die Übergänge von der Schleimhautoberfläche in die Tiefe der mukösen Krypten und Ausführungsgangssysteme zunehmend bis zum platten Epithel der dünnen Schaltstücke beschaffen —, an deren Basis wir die lymphoiden Läger finden. Die undurchdringlicheren Epithelien, vor allem die „trockenen“ der Haut, entbehren ja überhaupt die „peripheren Lymphknoten“. Sie sind vielmehr allein durch Lymphbahnen angeschlossen an die tributären „echten Lymphknoten“, welche von Kapseln umgeben, in der Tiefe des subcutanen Bindegewebes lagern und eingeschaltet sind in den allgemeinen Lymphstrom. Farberreibungen in die Haut finden bekanntlich ihren Niederschlag in jenen, diesen Hautstellen zugeordneten tiefen Lymphknoten. Offenbar ist dieser Schutzsystemtypus phylogenetisch noch nicht sehr alt; denn bis zu den Vögeln herauf gibt es derartige „echte Lymphknoten“ noch nicht, außer, in noch nicht ganz ausgereifter Gestalt, bei einigen Wasservögeln (Ihle, Kampen, Versluys, Nierstrasz: vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Springer 1927, S. 700, 701, 704).



Wohl aber gibt es das subepitheliale lymphoide Gewebe in Form der sog. „peripheren Lymphknoten“; indessen, auch deren begrenzte örtliche massierte und gehäufte Lymph„platten“ in der Schleimhaut mit eng umschriebenen lymphoiden Dichtigkeiten entwickeln sich erst vereinzelt von den Amphibien an. Bei Fischen gibt es nach J. A. J. Barge (Handbuch d. vergl. Anat. III, 46) nur diffuse Schleimhautinfiltrationen. Ausgesprochene „Tonsillen“ im gewohnten Sprachgebrauch werden zwar erst bei den Säugern zur ständigen Einrichtung, aber vereinzelte tonsillenähnliche Gebilde kommen von den Amphibien ab vor; am frühesten erscheint bei Urodelen und Anuren die Rachenmandel (Wiedersheim, vergl. Anat. 1907, S. 402). Der Waldeyersche Rachenring als ganzer ist erst ein typischer Säugerbesitz! Was nun die Drüsen betrifft, so fehlen nach Fahrenholz (Handb. d. vergl. Anat. III, 115) die Mundhöhlendrüsen den Fischen noch vollständig (Bütschli, Vergl. Anat. Bd. Ernährungsorgane 1924, S. 309/10) und sind erst bei den tetrapoden landlebenden Wirbeltieren entwickelt, wobei sie sich aus vereinzelt Anfängen bei Amphibien (Wiedersheim, 1907, S. 304) erst bei den Amnioten bis zu großen Speicheldrüsen komplizieren. Diese Drüsen sind also eine Neuerwerbung der Wirbeltierstämme, die zeitlich an die Gewinnung ihrer Landform geknüpft ist! Sie haben m. E. die Aufgabe, die jetzt viel mehr und länger mit der Luft in Berührung kommenden Schleimhäute vor dem Eintrocknen zu schützen.

Wir sehen demnach vergleichend anatomisch eine völlig parallel verlaufende Verknüpfung der Entwicklung des lymphoiden Gewebes auf der einen Seite mit der Entwicklung der exkretorischen Drüsen auf der anderen. Auch diese Tatsache legt es nahe, in der Art des von uns vermuteten lympho-glandulären Verhältnisses ein kausales funktionelles zu sehen, welches über die Vermutung einer kausal ungeklärten „Affinität“ weit hinausgeht.

Hier wäre jetzt auch der Ort, auf die Frage der konstitutionellen Beschaffenheit der lympho-glandulären Einheiten und auf die Beobachtungen einzugehen, die sich mit den Volumenschwankungen des lymphoiden Gewebes befassen. Im Rahmen unseres Problems kann zwar dieser Fragenkomplex, an den sich eine nur schwer übersehbare Literatur angeschlossen hat, die nur wenig klare und unmißverständliche Resultate zeitigte, nicht übergangen werden, aber es würde den Raum einer großen Arbeit be-

ansprechen, ihn sorgfältig zu diskutieren (s. Hellmann 1927, S. 272). Die Lage der Dinge an sich interessiert natürlich in unserem Zusammenhang, weil die Frage gestellt werden kann, ob Volumänderungen im lymphoiden Gewebe nicht etwa die Folge von gewissermaßen „zugrundeliegenden“ Änderungen im biologischen Drüsenleben sein könnten. Heute kann diese Frage noch nicht klar beantwortet werden. Sicher ist nur, daß sowohl jegliches lymphoide Gewebe wie auch wahrscheinlich die exkretorischen Drüsen im Laufe des Lebens der Individuen Funktionsschwankungen durchmachen. Letztere betreffen das lymphatische System nicht nur je nach dem Individuum und nach dessen Alter und dessen Ernährungszustand (vgl. Oeller, Hdb. d. norm. u. path. Physiologie Bd. VI, S. 1087 ff.), sondern auch je nach der Ortsständigkeit der tonsillären Lymphozytenlager in sehr verschiedener Weise; so daß z. B. beim Menschen (nach Graeff und Rössing, Beitr. z. path. Anat. 105, 1940) sich vom Waldeyer-Ring zuerst die Rachen-dachtonsille entwickle, danach erst die Gaumentonille und zuletzt die Zungentonillen und in eben derselben „kraniokaudalen Folge“ verlaufe später auch die „Altersinvolution“. Rössing ist der Meinung, daß das lymphatische Gewebe schon seine Ausbildung auf keinen Fall einem allgemeinen und örtlich überall gleichen „einheitlichen formbildenden Reiz“ verdanke (S. 294); und dasselbe gelte für die involutiven Volumenschwankungen und die Rückbildung. Es komme dabei weder ein endokriner noch ein anderer hämatogener oder sonst ein ähnlicher allgemeiner Reiz in Frage. Er betont, „daß vorwiegend örtliche Einwirkungen oder Reize diese Verschiedenheiten bedingen“ (S. 29). An die „dahinter gelegenen exocrinen Drüsen“ und an eine diesen Drüsen auf Grund ihrer Ortslage im biologischen Geschehen oder (vielleicht an die Umwelt gebunden) zukommende unterschiedliche infektiöse Anfälligkeit oder an eine zeitlich und örtlich unterschiedliche kraniokaudal gestufte Zu- und Abnahme der Drüsensfunktionen, wie wir es für möglich halten, hat Rössing wohl nicht gedacht; er hat vielmehr sein Augenmerk nur auf die Entwicklung der sekundären Follikel gerichtet; auf deren Kommen und Gehen führt er nämlich die entsprechenden Volumschwankungen zurück. Was die zeitliche Festlegung der Lebensjahre im einzelnen angeht, an welchen die Volumumkehr statthat, ist Rössing in seinen Angaben mit Recht sehr vorsichtig. Jedenfalls lehnt er Schwankungen im Sinne inkretorisch bedingter, wie man

sie bei der Involution der Thymus doch vielfach annimmt, ab. Er bezieht sie eben, wie gesagt, nicht auf hormonale, sondern auf von außen her lokalisierte Anlässe. Er steht damit allerdings vor der großen Schwierigkeit einer Deutung der Volumschwankungen im lymphoretikulären Schleimhautbestand überhaupt: Erstens ist der Begriff „groß“ und „klein“ relativ: gelegentlich diskutieren die Fachleute, ob eine Mandel nicht nur scheinbar vergrößert ist, weil sie infolge besonderer, vielleicht konstitutioneller Verhältnisse, welche den Rachenbau betreffen, nur mehr der weniger weit und damit auffällig in die Sicht hineingeschoben wäre. Und zweitens: Die biologischen Atmungs- und Nahrungsbedingungen sind bei „dem“ Menschen von Fall zu Fall sicher sehr unterschiedliche; man sollte einmal den lymphatischen Rachenring eines Eskimokindes vergleichen mit dem eines gleichalten mitteleuropäischen Kleinkindes, welches bei Zentralheizung und Doppel Fenstern aufwuchs, in völlig unphysiologischer, weil viel zu trockener Luft, und welches sich außerdem völlig anders ernährt. Ich möchte annehmen, daß man da große Unterschiede fände!<sup>1</sup> Daß tatsächlich physiologische Momente, wie die Atmung und die Ernährung, nicht nur allgemein auf die lympho-glandulären Einrichtungen einwirken, sondern daß sie ganz lokal und zirkumskript getroffen werden dürften, das haben schon alte Experimente von Killian (1888) ergeben, welcher gezeigt hat, daß sich beim Säugling mit Kohlenstaub angesättigte Atemluft ganz lokalisiert, nämlich auf die Rachenmandelgegend niederschlägt. So mag die Atmungsart in diesem ersten halben Jahr auch gerade dies Drüsengebiet besonders reizen und gefährden. Später, wenn einmal der Kehlkopf herabsteigt und die Atmung auch über den Mundweg geht, wenn die Gaumenpartien auch bei der Phonation vermehrten Anlaß geben zu Luft-Wirbelbildungen der ein- und ausgeatmeten Luftströme und -stöße, dann dürften auch erst die Gaumenspillen mehr betroffen werden. Natürlich werden dabei, was aber beinahe nie in Rechnung gesetzt wurde (!), auch die entsprechenden exkretorischen Drüsen gereizt, um daraufhin mit einer der Größe dieser Noxen sich wohl anpassenden Menge und Qualität von „Abwehr- und Spülspeichel“ zu reagieren. Da nun die Physiologen ihre ganze Aufmerksamkeit auf die großen

<sup>1</sup>) Prof. Eckstein, Hamburg, sah, wie er mir berichtete, durchgreifende Unterschiede am Waldeyer Ring bei Tausenden von türkischen Großstadtkindern einerseits und Kindern des Anatolischen Hochplateaus andererseits.

Mundspeicheldrüsen gerichtet haben, z. B. auf die Parotis usw. wurden die anderen doch ebenfalls wichtigen Rachen-, Kehlkopf-, Bronchialwanddrüsen usw. kaum oder gar nicht beachtet.

Vom Kliniker (z. B. Körner, Hals-Nasen-Ohrenkrh. 1922) können wir es aber erfahren, daß der Schnupfen z. B. ganz lokalisiert, nämlich an der Rachenmandel beginnt; und zwar mit einer objektiven und subjektiv mit Trockenheitsgefühl einhergehenden Sekretionsstase, welche eventuell erst nach Tagen wieder in eine durch Überreizung dünnflüssige Sekretion zurückkehrt. Daß dabei die sekretorischen Drüsen selbst erkrankt sein dürften, ist doch zu vermuten, obgleich ich es nirgends so dargestellt finde. Meistens ist nur von der Schwellung und Rötung des lymphoiden Gewebes (!) die Rede, die freilich wohl in ursächlichem Zusammenhang damit steht.

Der Kliniker belehrt uns auch über die Rachenmandelhyperplasie, welche manchmal die Nasenatmung verlegt. Sie tut dies „nicht durch den Tumor allein“, „der hierzu niemals groß genug ist“, „sondern durch die von seiner Oberfläche abgesonderten Schleimmassen“! (Körner). Diese Hypersekretion, auf die ich hier das Augenmerk lenken möchte, wird vielleicht wohl auf einer infektiösen Drüsenstörung und zwar diesmal auf einer chronischen, beruhen. Also dürfte die Hyperplasie wohl auch erst die Folge einer Adenopathie sein, etwa einer chronischen Adenitis. Diese wäre durch die ewigen Nachschübe der Mikroorganismen bedingt, die sich auf der wahrscheinlich durch Domestikationsbedingungen geschädigten Schleimhautpartie im Rachendach festsetzen, welches nach Killians Experimenten den ersten Stoß aus der „unphysiologischen Umwelt“ bekommt.

Körner bestreitet übrigens, was auch in die Auffassungen von Rössing gut hineinpaßt, daß sich „mit der Pubertät“ die Rachenmandel zurückbilde; vielmehr wachse in dieser Zeit der Epipharynx in solche Größenabmessungen hinein, daß innerhalb ihrer die weiterhin chronisch affizierte und vergrößerte Mandel jetzt trotzdem nicht mehr so raumeinengend wirken könne. Also, auch der Kliniker läßt hier eine physiologische Involution nach der Art inkretorischer Organe, wie manche sie von der Thymusdrüse vermuten, nicht gelten. Es bleibt also wirklich nur die lokalisiert wirkende Noxe (Körner S. 143); und wenn man die Domestikationsverhältnisse nicht zu beseitigen vermag, muß man sie eben ertragen oder die Mandeln entfernen. Danach soll nach einigen Autoren übrigens



ein lästiges Trockenheitsgefühl im Halse über längere Zeiten bestehen können (Levinstein). Wieder ein Hinweis auf die glanduläre Seite des Geschehen!<sup>1</sup>

Diese Tatsachen fordern doch wohl das Eine: daß man nicht zögern sollte, der lokal ansetzenden Drüsenschädigung das ihr zukommende Maß an den Ursachen tonsillärer Volumschwankungen einzuräumen. Vielleicht haben nämlich alle diese exokrinen Drüsen ihrerseits Funktions- und auch morphologische Schwankungen, Atrophien und Hypertrophien, die vom Grade ihrer eventuell gestörten Aktivität abhängen, welche selbst wieder umweltbedingt wäre. Alle diese Schwankungen würden vom lymphoiden Schutzapparat mehr oder weniger gleichlaufend mitgemacht. Hier fehlt es uns überall noch an Untersuchungen und Ergebnissen (z. B. über Altersinvolution), denn auch in den klinischen Lehrbüchern wird der Hintergrund dieser Dinge, nämlich das mehr oder weniger geschädigte Drüsenleben, meist gar nicht berührt. Vor allem wird es notwendig sein viel klarer abzugrenzen, was auf das Konto der Konstitution bzw. auf jenes der Umwelt gebucht werden darf; und weiter: was zum vererbten formalen Habitus gehört und was auf die Umstände der „Anfälligkeit“ zurückgeht, die selbst wieder ein Teil der Erbkonstitution sein kann, aber nicht muß. Einen ersten Beitrag in der gewünschten Richtung entnehme ich (bei der Korrektur) dem Referat über einen Vortrag aus der Schule des Pathologen Graeff im Hamburger Ärzteblatt: G. Meyer findet häufig „zirkumskripte Drüsenatrophien“, die durch Beteiligung der Drüsen an akuten und chronischen Reizzuständen bei der Rachentonsille entstehen. Während G. Meyer quantitative Korrelationen zwischen Drüse und Lymphgewebe nicht fand (welche Methode?), fand er doch die Narbenfelder als Folge der Drüsenatrophie auf. Sie dürften m. E. aber auch wohl das Lymphgewebe mitbetreffen!

Im folgenden mögen noch einige Bemerkungen über das Verteilungsmuster des lymphoiden Gewebes im Respirations- und im Urogenitaltrakt angeschlossen werden, die freilich sehr unvollständig sind. Trotzdem sind sie geeignet, unserer Auffassung weitere Nahrung zu geben.

---

<sup>1</sup> Diese Angabe wurde mir von Herrn Prof. Eckstein und B. Mayer von der Hamburger Kinderklinik bestätigt und dahin erweitert, daß jenes störende Trockenheitsgefühl viele Monate, ja selbst Jahre anhalten könne, evtl. sogar den Zweck der Operation illusorisch mache.

Von der Nasenhöhle war bereits die Rede. Im Kehlkopfgebiet liegen viel gemischte Drüsen, welche den Glandulae nasales ähneln. Sie münden nach Schumacher (Handb. d. Hals-, Nasen-, Ohrenheilk. 1925) meist laryngeal, und gerade hier ist deshalb wohl auch die lymphoide Schicht viel stärker. Vielleicht ist es auch notwendig, auf die starken Drüsen im Ventriculus laryngis Morgagni oberhalb und seitlich vom Stimmband hinzuweisen. In dieser Nische neben dem Stimmband steht ein See von Drüsensekret, der über die Plica vocalis laufend überfließt und sicher für die Phonation von großer Bedeutung ist. Hier, am Morgagnischen Sinus, finden wir bezeichnenderweise wieder eine Kehlkopf-, „tonsille“! Wird nun hier durch die herabfließenden infektiösen Massen eines deszendierenden Katarrhs der Schutzwall schließlich doch durchbrochen, so muß als Folge der Kehlkopfkatarrh entstehen, eine Laryngitis tonsillaris, eventuell mit den Folgen einer Aphonie, die andauern würde, bis die Sekretstase der erkrankten Drüsen überwunden wäre.

Vom Bronchialsystem wird bei Schumacher (S. 403) von der Umgürtung der Wanddrüsenausführungsgänge wie mit „Rettungsringen“ berichtet. Ein schönes Bild davon bringt Patzelt 1948, S. 444.

Ob die Ansammlungen lymphatischen Gewebes an den Teilungsstellen der Bronchien an etwa dort gelegene eigene Drüsen gebunden sind, ist mir nicht bekannt und anscheinend nicht weiter untersucht; möglicherweise könnten diese lymphoiden Läger an den Teilungsstellen auch dem Schutz der Bronchialröhrchen selbst dienlich sein, also der Lunge als solcher, die ja eine modifizierte Drüse ist<sup>1</sup>.

Sehr wenig Angaben findet man über die Verteilung des lymphoiden Gewebes im Urogenitaltrakt. Anscheinend gibt es dort nur geringfügige umschriebene Läger; vielleicht, weil die Wände des Urogenitaltrakts — mit Ausnahme des Uterus, in dessen Cervixschleimhaut auch Noduli vorkommen — ziemlich arm an schutzbedürftigen Drüsen sind; auch, weil der Urogenitaltrakt wohl an und für sich viel weniger infektionsgefährdet ist.

Aus Schröder (Möllendorff, Handb. I, 1930) sowie aus Ellenberger und Schumacher (1914) entnehme ich folgende Angaben: In der Urethra finden sich vereinzelt Drüsen und

<sup>1</sup> Anm. bei d. Korr. Herr v. Hayeck teilte mir inzwischen persönlich entsprechend erwartete Befunde mit.

Lymphknötchen (E. u. S.), ebenso in der Blasenschleimhaut (S. 236), in welcher sich, was mir besonders bemerkenswert erscheint, lymphoide Läger an den beiden oberen Ecken des Trigonum vesicae anfinden, im Gebiet der Ureterenmündungen, ebendort also, wo auch die „Glandulae trigonales“ beschrieben werden; in der Niere gibt es diffuse Lymphozytenläger in der Rinde (Jossifow 1930, 1936). Diese wenigen Angaben bedürfen also weitgehendster Ergänzungen.

In diesem Zusammenhang sei abschließend nur noch einiger schwächster lymphatischer Einlagerungen gedacht. Es können nämlich in vielen Fällen lymphatische Ansammlungen beobachtet werden, wo in Nischen, Rillen, Schleimhautfaltentiefen, wie sie auf den Nasenmuscheln in der Trachea, im Oesophagus, im Ureter und anderwärts vorkommen, nur kleine Gruppen von Becherzellen, die in der Epithelschicht selbst darin stehen, sog. „endoepitheliale Drüsengruben“ (Schaffner) das einzige exokrine drüsige Korrelat bilden (Petersen, Histologie 1934, Abb. 642, S. 547). Diese von mir öfter beobachteten „tonsilloiden“ Vorkommnisse dürfen in unserem Zusammenhang wohl ähnlich gedeutet werden.

So vermag also die Betrachtung auch dieser weiteren Hohlraumssysteme noch einige Beiträge zu geben zu der Regel von der lymphoglandulären Funktionsvereinigung; und es wird die Aufgabe eigens darauf gerichteter Untersuchungen bleiben, diese biologische Regel weiterhin auf ihre Breite zu prüfen und noch tiefer zu begründen.

Das Vorhandensein aller dieser lymphatischen Einlagerungen von der kaum zu bemerkenden Rundzellenansammlung, die wie ein lockerer Mückenschwarm die Drüse umgibt, bis zur gewitterwolkenartigen Dichte mächtiger tonsillärer Einlagerungen, scheint nur der Ausdruck der Reaktion auf bakterielle oder toxische Reize zu sein, die gerade hier zur Wirkung kommen. In ihrer örtlichen Vereinigung liegt ein Kausal-Nexus beschlossen. Wenn ich diesen in den vorstehenden Zeilen häufiger in teleologisch gefärbten Ausdrücken ansprach, weiß ich mich dabei trotzdem frei von jedem psychovitalistisch bestimmten Finalismus. Einen biologischen „Sinn“ darf man den Dingen aber nicht absprechen wollen. Wenn z. B. die moderne Entwicklungsphysiologie findet, daß im Rahmen eines biologisch organisatorischen Entwicklungsgeschehens, etwa der Entstehung des sog. „sensystems“, Induktionsvorgänge wesentlich

beteiligt sind, deren Vermittlung nun gebunden ist an eine bestimmte H-Ionen-Konzentrationsbreite, so ist das letztere eine erfreuliche Erkenntnis bezüglich eines notwendigen Teilfaktors im konditionalen Wirkungskomplex (Verworn); aber er enthüllt nicht den „Sinn“ des Geschehens, obgleich er konditional ist.

### Ergebnisse der Untersuchungen

An praktisch allen exokrinen Drüsen, die in den Verdauungs-, Atmungs- und Urogenitaltrakt einmünden, finden sich ausgesprochen um das Ausführungsgangsystem angeordnet mehr oder weniger stark imponierende lymphoretikuläre Einlagerungen (= „Mandeln“, z. B. Waldeyer-Ring). Als Schutz- und Abwehrapparat gegen bakterielle und toxische Infektionsreize der ortständigen Drüsen bilden sie mit ihnen eine funktionelle „Lymphoglanduläre Systemeinheit“. Das besondere topographische Verteilungsmuster des lymphatischen Gewebes in den Hohlorganwandungen spiegelt nur die Topographie der Drüsenverteilung. Diese ist Ausdruck des „funktionellen Drüsenlebens“, sowohl was dessen phyletische und ontogenetische Entwicklung, als auch was den vergleichend anatomischen Aspekt bei Tier und Mensch angeht. Sowohl biologisch normale (Nahrung, Luftleben, Land-, Wasserleben), wie pathologische Umwelteinflüsse (Domestikation und Krankheit) ändern — vom Embryonalzustand bis zum Tode der Individuen — laufend die Konditionen ihres exokrinen Drüsenapparates, und abhängig davon das Erscheinungsbild des lymphatischen Wandapparates im Rahmen des „Lymphoglandulären Funktionssystems“ (Bautzmann).

### Von der Bindung lymphoiden Gewebes an exkretorische Drüsen

#### Zusammenfassung

Die exokrinen Wanddrüsen des Verdauungs-, Atmungs- und Genitaltrakts bilden zusammen mit lymphoretikulären Schutzgürteln um ihre Ausführungsgänge ein „lymphoglanduläres Funktionssystem“ (Bautzmann). Dessen vergleichende Anatomie, Entwicklung und Biologie bei Tier und Mensch in Gesundheit und Krankheit wird erörtert.



## О связях лимфoidной ткани с экскреторными железами

### Краткое содержание

Экскреторные железы в стенке пищеварительного, дыхательного и генитального трактов образуют вместе с лимфоретикулярными охранными участками, расположенными вокруг их экскреторных проходов, «лимфогляндлярную функциональную систему» (Бауцманн). Излагаются ее сравнительная анатомия, эволюция и биология у животных и у человека в нормальных и патологических условиях.

### Relationship between Lymphoid Tissue and Exocrine Glands

#### Summary

The exocrine glands in the walls of the intestinal, the respiratory and the genital tracts form together with the lymphoreticular protective zones around the excretorial ducts a „lymphoglandular functional system“ (Bautzmann). Its comparative anatomy, evolution and biology in animals and in man under normal and pathological conditions are discussed.

### Sur la fixation du tissu lymphoïde sur les glandes exétoires

#### Résumé

Les glandes pariétales exocrines des tubes digestif, respiratoire et génital forment, conjointement avec des ceintures protectrices lymphoréticulaires, autour de leurs conduits excréteurs un „système fonctionnel lymphoglandulaire“ (Bautzmann). L'auteur discute l'anatomie comparée, le développement et la biologie de celui par rapport à l'animal et l'homme, à l'état de santé et de maladie.

### Literaturverzeichnis

v. Albertini, A.: Zur pathologischen Anatomie des lymphatischen Systems (Referat). Schweiz. med. Wschr. **66**, Nr. 13 (1936). — Arey, Leslie B.: Über die Entwicklung, Morphologie und Deutung eines kryptenähnlichen Systems in der Rachentonsille. Amer. J. Anat. **80**, 203—223 (1947). — Aschoff, Ludwig: Das reticulo-endotheliale System. Med. Klin. **22** (1926). — Asverus: Über die verschiedenen Tonsillenformen und das Vorkommen von Tonsillen in der Tierreihe. Verh. Leopold.-Karol. Akad. **29** (1862). — Barge, J. A. J.: Mundhöhlendach und Gaumen. Handbuch d. vergl. Anat. III, Urban und

Schwarzenberg 1937. — Bartels, P.: Das Lymphgefäßsystem. Handbuch d. Anat. III, 4 (1909). — Benninghoff, A.: Lehrbuch d. Anat. Bd. II, Eingeweide, 2. Aufl. Urban und Schwarzenberg (1944). — Braus, Herm.: Anatomie des Menschen Bd. II Eingeweide. Springer-Verlag (1924). — Braus-Elze: Anatomie des Menschen Bd. IV Lymphgefäßsystem. Springer-Verlag (1940). — Broman, J.: Über die Phylogenese der Bauchspeicheldrüse. Anat. Anz. 44, Erg.-Heft (1913). — Bütschli, O.: Vergleichende Anatomie der Ernährungsorgane. Springer-Verlag (1924). — Dabelow, A.: Reaktionsweisen des Lymphknotens beim Fettransport. Z. Zellforsch. usw. 12, Springer-Verlag (1930). — Ellenberger: Verdauungsapparat in: Ellenbergers Handbuch der vergl. Mikroskopie der Haussäugetiere (Parey) Bd. 3 (1911). — Ellenberger und Schuhmacher, V.: Grundriß der vergl. Histologie der Haussäugetiere Parey 1914. — Fahrenholz: Die Drüsen der Mundhöhle. Handbuch der vergl. Anat. Bd. III (1937). — Fanconi, G.: Das lymphatische System vom klinisch-paediatriischen Standpunkt aus. Schw. med. Wschr. 66, Nr. 16 (1936). — Flesch: Über die Beziehung zwischen Lymphfollikeln und sezernierenden Drüsen 1888. Glimstedt, G.: Bakterienfreie Meerschweinchen. Acta path. et microbiol. scand. (Dän.) 3 Suppl. Levin und Munksgaard, Kopenhagen (1936). — Gloos-Meyer, W.: Das lymphatische System. Klin.-hämat. Teil. Schweiz. med. Wschr. 66, Nr. 32 (1936). — Großer, O.: Die Entwicklung des Darmes und der Atmungsorgane. Keibel-Mall, Hdb. d. Entw. Bd. II, 1911. — Hammar: Entwicklung der Tonsille. Arch. mikrosk. Anat. 61 (1903). — Hellmann, T.: Z. Konstitutionslehre 8, H. 3; Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, 5, Teil 1 (1927); Der lymphatische Rachenring, 6, Teil 1 (1930); Die Lymphknötchen und die Lymphknoten. Untersuchungen über d. Funktion d. lymphat. Gewebe, 1, Kungl. Tysiohonfiska Sälls i/Lund; Verh. anat. Ges 1932; Verh. anat. Ges. 1938/39; Der lymphatische Rachenring. Anat. Anz. 1927. — Ihle, Kampen, Versluys, Nierstraß: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Springer-Verlag 1927. — Jossifow, A. M.: Das Lymphgefäßsystem des Menschen mit Beschreibung der Adenoide und der Lymphbewegungsorgane. G. Fischer, Jena 1930. — Killian: Über die Bursa und Tonsilla pharyngea. Gegenbaurs morph. Jb. 14, (1888). — Klaatsch: Über die Beteiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyerschen Plaques. Morph. Jb. 19, (1893). — Körner: Lehrbuch der Hals-, Nasen- u. Ohrenerkrankungen, 1922. — Lewinstein, O.: Über die Verteilung der Drüsen und des adenoiden Gewebes im Bereich des menschlichen Schlundes. Arch. Laryng. (D.) 21, H. 2 (1910); Arch. Laryng. (D.) 24, (1910). — Ludwig, E.: Der lymphatische Apparat. Schweiz. med. Wschr. 66 (1936). — Martin: Anatomie der Haussäugetiere. 4, Lief. 3, 1922. — Marx, H.: Die Nasenheilkunde, Bau und Funktion der Nase. G. Fischer, Jena 1948; Untersuchungen zur Bakteriologie der Nase. Z. Ohrenhk. usw. 72, (1948). — Meyer, G.: Lymphatisches Gewebe und Schleimdrüsen der Rachentonsille. Vortrag in der Vereinigung d. pathol. Anatomen Groß-Hamburgs. Sitzung v. 18.5.1949, 1950. — Minear, W. L., Arey, L. B. und Milton, J. T.: Form of

crypts of human Palatine Tonsil. Arch. Otolaryng. 75, 487—519 (1937). — Minear, W. L.: Anat. Rev. 70, 4 (1938). — Mollier, S.: Die lympho-epithelialen Organe. S.ber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. 1913. — Oellers: Blut und Lymphe. Hdb. d. norm. u. Path. Phys., Springer-Verlag 1928. — Patzelt, V.: Die Entwicklung der Peyerschen Platten und die Beziehungen des Epithels zum lymphoretikulären Gewebe. Wien. klin. Wschr. 15, (1933); Der Darm. Möllendorffs Hdb. d. mikrosk. Anat., Bd. V, Histologie, Lehrbuch, Urban u. Schwarzenberg 1948. — Petersen: Lehrbuch der Histologie. Bergmann-Verlag 1931. — Rauber-Kopsch: Lehrbuch der Anatomie. 16. Aufl., Thieme-Verlag 1941. — Rössing, Franz: Histologische Grundlagen zum kranio-kaudalen Entwicklungsgang des Waldeyerschen Rachenringes. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol., Bd. 195, H. 1, 1940. — Schaffer, Josef: Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. IV. Zunge, V. Mundhöhle, VI. Oesophagus, VII. Cardia. 1897; S.ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 106, Abt. 3, C. Gerolds Sohn 1898; Das Epithelgewebe 1920. Möllendorffs Hdb. d. mikr. Anat., 2 Bd.; Lehrbuch d. Histologie u. Histogenese, 3. Aufl., Wilh. Engelmann-Verlag, Leipzig 1938. — Schiefferdecker: Heymanns Handb. d. Laryngologie, Bd. III; Der histologische und mikroskopisch-topographische Bau der Wangenhaut des Menschen. Arch. Anat. u. Physiol. 1913. — Schlemmer, F.: Anatomisch-physiologische Vorbemerkungen. Z. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilkd., 4, 1923. — Schmidt, Werner: Welche Aufgaben haben die Gaumenmandeln im menschlichen Organismus, und darf man sie entfernen? Dtsch. med. Wschr. 115 (1948). — Schminke: Zur Kenntnis der Drüsen des menschlichen Regio respiratoria. Arch. mikrosk. Anat. 61 (1903). — Schröder, G.: Die weiblichen Genitalorgane. Möllendorffs Hdb. d. mikrosk. Anat., Bd. VII, 1) (1930. — v. Schumacher, S.: Histologie der Luftwege und der Mundhöhle. Kap. I, Abt. 6 u. Bd. 1 in Denker-Kahler, Hdb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilkd., Springer-Verlag, Berlin 1925. — Sobotta, Joh.: Atlas d. mikrosk. Anat. Lehmanns, med. Atl. 9, Teil II, (1929). — Stöhr, d. Ältere: Über die peripheren Lymphknoten. Ergebn. d. Anat. u. Entw.geschichte, Bd. 1, Lymphgefäßsystem. — Weidenreich, F., Baum, A. und Trautmann, A.: Hdb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. VI. — Wiedersheim: Einf. in d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere. G. Fischer, Jena 1907. — Zuckerkandl: Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle und ihrer pneumatischen Anhänge. II. Aufl., Bd. 1, Wien 1903.

Anschrift: a. o. Prof. Dr. med. Hermann Bautzmann, Anatom. Inst. Hamburg 20, Schottmüllerstr. 1.

## Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Gefäßwand

### I. Untersuchungen an der Nabelschnurarterie des Menschen<sup>1</sup>

Von

Kurt Goerttler

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Mit 11 Textabbildungen

### Inhaltsübersicht

1. Kritik der Allgemeinen Theorie von der Funktion der Arterienwand.
2. Das Entwicklungsprinzip der Muskulatur im glatt-muskeligen Hohlorgan.
3. Die Wandstruktur der Nabelschnurarterie und ihre funktionelle Bedeutung.

#### 1.

Wir verfügen über eine umfangreiche Literatur, in welcher der mikroskopische Bau der Gefäßwand behandelt wird. Benninghoff hat sie im Jahre 1930 im Handbuch der mikroskopischen Anatomie (v. Möllendorff) gesichtet und in vorbildlicher Weise funktionell zu deuten versucht. Das „elastisch-muskulöse System“ der Gefäßwand, durch dessen Einbau es möglich wird, Formänderungen, auch unabhängig von Spannungsänderungen ablaufen zu lassen, ist von ihm entdeckt worden. Die von ihm geschaffenen morphologischen Grundlagen sind in besonderer Weise geeignet, unser Verständnis vom Kreislauf zu fördern. Sie werden, ihrer Bedeutung entsprechend, heute, nach 20 Jahren, immer noch nicht genügend gewürdigt.

<sup>1</sup> Durchgeführt z. T. mit Mitteln der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft.



Das zähe Festhalten der Kliniker, Pharmakologen und vieler Physiologen an einer sehr bequemen, aber allzu einfachen Modellvorstellung vom Bau der Gefäßwand und ihrer Funktion ist eines der größten Hindernisse für die weitere morphologische Forschung auf diesem Gebiete. Von physiologischer Seite aus hat, soviel ich sehe, nur Wezler wiederholt versucht, an diesen in wesentlichen Punkten sicher falschen Anschauungen, zu rütteln.

Es gilt als selbstverständliche Voraussetzung (jedenfalls für die Arterienwand), daß jede aktive Kontraktion der Muskelfasern in der Gefäßwand zu einer Verengung des Rohrquerschnittes führt, und daß umgekehrt jeder Weiterstellung eine passive Dehnung der Wand zugrunde liegt. Da die glatte Muskulatur gleichzeitig von zwei antagonistisch wirkenden Nervenpartnern versorgt wird, wird der eine von ihnen, der Sympathicus, welcher den Muskeltonus erhöht, zum Vasokonstrictor und der andere, der Vagus, welcher den Tonus senkt, zum Vasodilatator.

Die ältere Vorstellung, daß in jeder Gefäßwand, neben vasoconstrictorisch wirkenden und ringförmig angeordneten Muskelfasern auch vasodilatatorisch wirksame, längsverlaufende Fasern vorhanden seien, trat an Bedeutung deshalb zurück, weil eine solche Zweischichtigkeit der Muskulatur in der geforderten schematischen Weise nicht nachzuweisen war.

Unsere heutige Vorstellung von der Funktionsweise des Bewegungsapparates innerhalb der Gefäßwand enthält folgende hypothetische Elemente.

1. Die Innervation der Gefäßmuskulatur erfolgt (mit antagonistisch aufeinander abstimmbaren Wirkungsquanten) gleichzeitig durch Vagus und Sympathicus.
2. Der Sympathicus wirkt tonuserhöhend auf die Muskulatur, während der Vagus umgekehrt den Tonus senkt.
3. Die Tonuserhöhung der Muskulatur führt immer zu einer Verengung des Lumens, während bei einer Tonussenkung das Gefäß gedehnt und das Lumen damit weitergestellt wird.

Die nervöse Steuerung, ihre Wirkung auf die Muskulatur und die Formänderung des Gefäßlumens stehen also begrifflich in einem festen Zusammenhang miteinander, der praktisch nur zwei mögliche Fälle vorsieht: Überwiegt der Sympathicus in seiner Wirkung auf die Gefäßwand, dann kontrahiert sich die glatte Muskulatur und das Lumen wird enger, überwiegt umgekehrt die Wirkung

des Vagus, dann erschlafft die Muskulatur und das Gefäßrohr wird weiter.

Zur Kritik dieses Schemas muß vom Standpunkt des Morphologen aus bezüglich der ersten Hypothese festgestellt werden, daß es unmöglich ist, Vagus- und Sympathicusfasern innerhalb der Gefäßwand voneinander zu unterscheiden, und daß die Existenzfrage vasodilatierender parasympathischer Nervenfasern in der Körperperipherie zur Zeit noch ein offenes Problem ist. Wir wissen nichts über ihren Ursprung oder ihren Verlauf.

Die Frage nach der Wirkungsweise des sympathischen oder parasympathischen Systems auf die glatte Muskulatur (2. Hypothese) ist dagegen ein rein physiologisches Problem. Hier sind die Tatsachen eines Gegensatzes zwischen sympathischer und parasympathischer Wirkung und zugleich der funktionellen Einheit beider Systeme gut gesichert. Sie werden auch durch das Verhalten bestimmten Giften gegenüber bestätigt. Die qualitative Unterscheidungsmöglichkeit der sympathischen und parasympathischen Fasern auf Grund eines Wirkstoffmechanismus (Adrenalin-Acetylcholin) erscheint dagegen äußerst unsicher, weil hier die Tatsache berücksichtigt werden muß, daß die Reaktionsbereitschaft auch vom jeweiligen Stoffwechselzustand der Gewebe abhängt. Auch manche Abweichungen vom Schema des antagonistischen Verhaltens der Parasympathicusfasern gegenüber dem Sympathicus (z.B. bei den Speicheldrüsen) und die Durchbrechung der Regel, daß die sympathischen Fasern stets gefäßverengend wirken — bei den Herzkranzgefäßen —, müssen kritisch berücksichtigt werden.

Die dritte These über den Mechanismus des Formwandels der Gefäße mit Hilfe von Muskelkontraktionen unterliegt aber wieder der Kritik des Morphologen. Hier muß er feststellen, daß diese Hypothese aus vielen anderen Möglichkeiten nur eine einzige herausgreift und also ein Vorurteil ist, das auf der Unkenntnis der außerordentlichen Kompliziertheit der morphologischen Verhältnisse beruht.

Trotz dieser mannigfachen Möglichkeit zur Kritik im Einzelnen läßt sich dieses hypothetische System nur als Ganzes übernehmen oder ablehnen, weil es durch die innere Verknüpfung seiner drei Hauptelemente die Anpassungsfähigkeit verloren hat. Es gewinnt dadurch den Charakter eines Glaubenssatzes.

Die Kontraktion der Muskulatur, die Verengung des Lumens und die Sympathicuswirkung bilden in dieser Theorie eine

ebenso untrennbare Funktionseinheit wie umgekehrt die Erschlaffung der Muskulatur mit einer Erweiterung des Gefäßlumens unter der Wirkung des Vagus.

Auf dieser Vorstellung baut sich klinisch die ganze Pharmakologie der vegetativen Spasmen an allen glattmuskeligen Hohlorganen unseres Körpers auf — z. B. der Gefäße, der Bronchien, der Darmwand, der Gallenblase und der Ureteren.

Die Möglichkeiten einer aktiven Weiterstellung der Gefäßwand oder einer passiv zustande kommenden Engerstellung, die theoretisch nicht vorgesehen sind, können aber nur deshalb vernachlässigt werden, weil das zentrale Problem immer noch ungelöst hinter der Frage steht: welche Mechanismen der Formänderung eines Gefäßes wirklich zugrunde liegen.

Die Kenntnis der technischen Konstruktion der Gefäßwand, der Art des verwandten Materials, seiner Anordnung und der Art des Einbaus des ganzen Gefäßes im Organismus muß die Grundlage jeder Entscheidung in dieser Frage bilden. Es kann physiologisch nicht bezweifelt werden, daß eine Erregung des Sympathicus in den dazu gehörigen peripheren Gebieten zu einer Vasokonstriktion führt, und umgekehrt, daß eine Vagusreizung Hyperämie verursacht. Was aber die Kontraktion oder Erschlaffung der glatten Muskulatur mit dem Mechanismus dieser Enger- oder Weiterstellung im einzelnen zu tun hat, das wissen wir heute noch nicht.

Die schematische Vorstellung, nach welcher die Muskelkontraktion gleichbedeutend ist mit einer Verengung des Gefäßlumens, übersieht in ganz ungerechtfertigter Weise die Bedeutung der Struktur für die Funktion. Sie fordert deshalb auch in erster Linie unsere Kritik heraus.

Es ist theoretisch bei entsprechender Konstruktion der Gefäßwand durchaus möglich, sich die Lumenverengung eines Gefäßes als Folge elastischer Retraktionskräfte oder als Folge einer Längsdehnung, d. h. auch ohne aktive Muskelkontraktion in der Wand vorzustellen: und es ist umgekehrt genau so denkbar, daß die Erweiterung eines Gefäßlumens aktiv durch Muskelkontraktion zustande kommt.

Auch die Vorstellung ist möglich, daß eine Kontraktion der Muskelfasern in der Wand zunächst zu einer Erweiterung und dann erst in fließendem Übergang zu einer Verengung des Lumens führt, wenn sich schraubenförmig angeordnete Muskelfasern mit hohem Steigungswinkel allmählich zunehmend kontrahieren und

dabei ihr Steigungswinkel sich ändert. In diesem Falle wären Erweiterung und Verengung nur verschiedene Grade ein und desselben, aber abstufbaren Kontraktionsvorganges.

Solange wir über die wirkliche Konstruktion einer Gefäßwand und über die Art ihrer Beanspruchung im Experiment nicht ganz genau Bescheid wissen, sind wir auf jeden Fall nicht berechtigt, unsere Vorstellungen in so schematischer Weise zu vereinfachen, wie es die Theorie vorsieht.

Niemand wird daran zweifeln, daß Vagus und Sympathicus den Formwandel der Gefäßwand bestimmend beeinflussen. Aber der nervöse Impuls ist nicht gestaltbildend. Immer, wenn formal mehrere Gestaltungsmöglichkeiten im Rahmen der Konstruktion eines glattmuskeligen Bewegungsapparates vorgesehen sind, wird ein sehr kompliziertes Faktorenspiel mit äußeren und inneren, mechanischen, stofflichen und nervösen Voraussetzungen für das jeweilige Funktionsresultat verantwortlich sein.

Daran läßt sich gewiß nicht zweifeln, wenn man sich nach jahrelangen Bemühungen immer noch unfähig sieht, die Formenfülle der Varianten des Gefäßwandbaues innerhalb verschiedener Organe, Verlaufsstrecken, Altersstufen und in verschiedenen Funktionszuständen zu übersehen, geschweige denn ihren funktionellen Sinn zu verstehen. Aber man wird zugeben, daß sie nicht sinnlos sein können.

Wenn man die Funktion einer Maschine verstehen will, dann muß man vorher ihre Konstruktion begreifen. Der Materialcharakter ergibt sich aus ihr erst in zweiter Linie. Keinem Techniker, der so die Leistung einer ihm unbekannten komplizierten Maschine kennenlernen will, wird es einfallen, zunächst Stücke aus ihr herauszuschneiden und diese technisch zu überprüfen. Gerade so verfahren aber Physiologen und Pharmakologen, wenn sie die Funktion der Gefäßwand am sog. „Streifenpräparat“ studieren.

In dieser Mißachtung der Struktur kommt der ganz unwirkliche Schematismus unserer heutigen Vorstellungen von der Funktion der Gefäßwand klar zum Ausdruck.

Es ist deshalb eine dringliche Aufgabe der Morphologen, den Begriff von „Arterien“ und „Venen“ schlechthin durch eine genaue Beschreibung der organspezifischen Besonderheiten ihres Baues zu ersetzen und im Experiment deren funktionelle Bedeutung zu bestätigen.

Erst dann kann es sich zeigen, ob die bisherigen Vorstellungen



von der Wirkungsweise des Sympathicus oder Vagus auf die glatte Muskulatur der Gefäßwand im Prinzip richtig sind, und erst dann werden wir uns auch mit gezielten pharmakodynamischen Wirkungen dem Funktionsspiel des Organismus anpassen können.

## 2.

Die glatte Muskulatur entwickelt sich in allen Hohlorganen unseres Körpers nach einem sehr einfachen Grundgesetz, welches ihre spätere Verwendung zu ganz verschiedenen Funktionen offen läßt.



Abb. 1. Allgemeines Schema der Entwicklung eines glattmuskuligen Rohres durch drei verschiedene Altersstadien einer Nabelschnurarterie.

Entwicklungsfolge von links nach rechts:

1. Die aus Fibroblasten gebildete „Vorstruktur“. Sie besteht aus konzentrischen Ringen, welche durch Protoplasmabrücken untereinander zusammenhängen. (3. bis 5. Monat).
2. Die Entstehung der glatten Muskelzellen im Fibroblastennetz und ihre Ablenkung nach innen durch die Radiärfasern der Vorstruktur. In der inneren Zone unter dem Endothel sind bereits einige längsverlaufende glatte Muskelfasern festzustellen. (5. bis 6. Monat).
3. Die Ausbildung der inneren und äußeren Längsfaserschicht im Zusammenhang mit dem Längswachstum des Rohres

Bei den Nabelschnurgefäßen läßt sich diese Entwicklung besonders übersichtlich demonstrieren (Abb. 1).

In der Umgebung des Endothelrohrs ordnen sich die Fibroblasten zu konzentrischen Ringen, welche durch feine faserförmige Protoplasmabrücken in radiärer Richtung untereinander zusammenhängen (Abb. 1 links).

Das ist die Vorstruktur, der die Anordnung der später entstehenden Fibrillen entspricht und der die Muskelfasern folgen.

Bei manchen glattmuskuligen Organen, z. B. dem Uterus, der Tube und dem Ductus deferens, bei denen die spätere Wand sich

im wesentlichen durch Zuwachs aus einer sehr zellreichen, sub-epithelialen Schicht ergänzt, entsteht an Stelle dieser Schicht eine ausgesprochene Radiärzone, an welche sich außen die ringförmige Faserschicht anschließt, in der die Myoblasten entstehen. Das ist bei den Gefäßen nicht der Fall. Hier entstehen die glatten Muskelzellen unmittelbar im Fibroblastennetz, die ersten etwa in der Mitte des ringförmigen Gerüsts, welches das Lumen umgibt (Abb. 1 Mitte). Da sie in ihrem Verlauf dem vorhandenen Fasergerüst folgen, entsteht keine geschlossene Ringschicht. Viele Fasern werden in radiärer Richtung abgelenkt und durchlaufen die Wand von außen nach innen in den beiden möglichen Richtungen, d. h. als links- oder rechtsgewundene Spiralen. Innerhalb der Myoblastenzone hängen alle in einer ringförmig geschlossenen Muskelschicht untereinander zusammen.

Bei der menschlichen Nabelschnurarterie, welche das Modell für unser Schema bildet, ist das Vorgerüst noch im 5. Monat deutlich zu erkennen. Im Prinzip gilt aber für alle glattmuskeligen Rohre das gleiche. Es gilt für die Muscularis mucosae des Darmes, für die Bronchialmuskulatur, für die Tuben, den Uterus und den Ductus deferens, und es gilt für Arterien ebenso wie für Venen.

Erst die Abwandlung dieser Grundstruktur führt später, je nach ihrem Verwendungszweck, zu Unterschieden im Aufbau der Wand.

Da die anfangs wie Uhrfedern verlaufenden Spiralzüge im Zusammenhang mit dem Längswachstum der Rohre einen Steigungswinkel erhalten, bilden sie später ein flächenhaftes Gitter in der Wand. Die äußeren und die inneren Faserenden erhalten dabei meist einen reinen Längsverlauf, sie bilden schließlich Längsmuskelschichten (Abb. 1 rechts), welche stets im Zusammenhang mit der zuerst entwickelten Ringfaserschicht bleiben. Das ist so bei der Muscularis mucosae des Darmes und bei der Bronchialmuskulatur, beim Ductus deferens, bei den Tuben und bei vielen Gefäßen.

Der Bau der Arteria umbilicalis ist dem des Ductus deferens (Abb. 2) sehr ähnlich. Sie besitzt eine äußere und eine innere Längsmuskelschicht. Die erstere ist allerdings nur schwach entwickelt.

Die so entstandenen Spiralzüge aus glatter Muskulatur mit wechselndem Steigungswinkel innerhalb der Wand sind sehr vielseitig verwendungsfähig. Sie sind gewissermaßen ein Konstruk-

tionselement für alle Zwecke. Liegen die Steigungswinkel über  $45^\circ$ , dann wirken die Fasern bei ihrer Kontraktion wie Längsmuskeln. Liegen die Steigungswinkel unter  $45^\circ$ , so erhalten sie (zunehmend mit fallender Winkelgröße) die Funktion einer Ringmuskulatur. Von besonderer Bedeutung ist dabei die Möglichkeit, daß die eine Wirkungsweise fließend in die andere übergehen kann, so daß solche Fasern nacheinander sowohl als Längsmuskeln wie auch als Ringmuskeln Verwendung finden können, weil die Winkelgrößen sich während der Funktion ändern müssen. Es kann also ein Rohr wie der Ductus deferens durch die gleiche Muskulatur zunächst aktiv erweitert und dann nach der Umordnung des Fasergerüsts in der Wand aktiv verengt werden (Goerttler 1934). Das Rohr kann aber auch passiv durch eine Längsdehnung des Gerüsts verengt werden.



Abb. 2. Schema des Verlaufes der glatten Muskelfasern in der Wand des Ductus deferens beim Menschen. Die äußere Längsschicht geht kontinuierlich in die ringförmige Hauptschicht und diese wieder in die innere Längsschicht über (nach Goerttler, 1934)

Es wäre voreilig anzunehmen, daß mit der Längsausrichtung der Muskelfaserelemente in der Wand ihre Kontraktion schon zwangsläufig zu einer Erweiterung des Lumens führen müßte (v. Hayek 1936). Auf jeden Fall wird der Dickenzunahme der Fasern entsprechend, der Umfang des äußeren Wandkonturs erweitert. Ob die Wand im ganzen dabei zusammenfällt, so daß innere Längswülste sich in das Lumen vorwölben und es so verschließen, oder ob sie zu einem Rohr mit kreisrundem Querschnitt ausgespannt wird, das hängt im einzelnen noch von vielen anderen Faktoren ab: z. B. vom Füllungszustand und dem Innendruck, von der Art des Inhalts, seinen Ausweichmöglichkeiten, vom Verhältnis der Wanddicke zum Lumen des Rohrs, von der Anordnung der elastischen Fasern und des bindegewebigen Skeletts und von der Art des Ein-

baues des Rohres in seine nähere Umgebung — entscheidend schließlich noch von der Lage des punctum fixum.

Die wirkliche Funktion und ihre Voraussetzungen müssen bei jedem glattmuskeligen Rohr immer erst im Experiment und durch eine vergleichende Strukturuntersuchung festgestellt werden. Es gibt kein für alle Fälle gültiges Schema. Trotz der scheinbaren Monotonie, welche den Aufbau aller glattmuskeligen Röhre in unserem Körper zu beherrschen scheint, zeigt jeder Fall seine typischen Besonderheiten. Die Arteria umbilicalis ist nach dem Ductus deferens das zweite Beispiel, an dem eine solche Funktionsanalyse experimentell von mir durchgeführt wurde.

v. Hayek hat schon früher im Jahre 1935 den Bau der Nabelarterie vom funktionellen Gesichtspunkte aus untersucht. Seine morphologischen Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit den meinen überein. Die Muskulatur besteht in der Wand der Arteria umbilicalis aus kreuzweise angeordneten Spiralzügen. Während v. Hayek übereinstimmend mit den meisten vorherigen Untersuchern nur eine äußere, ringförmig angeordnete und eine innere Längsschicht beschreibt, habe ich gesehen, daß außer den beiden genannten auch noch eine äußere Längsschicht vorhanden ist (vgl. Abb. 2 rechts). Aber die Schichtung der Wand ist je nach dem Kontraktionszustand sehr verschieden deutlich ausgeprägt, so daß man die äußere, weniger kräftige Längsschicht nicht in jedem Schnitt finden kann.

### 3.

Ich erläutere zunächst meine morphologischen Ergebnisse an Hand der folgenden Abbildungen.

In der Abbildung 3 ist ein Flachschnitt durch die Arterienwand wiedergegeben. Im oberen Teil des Bildes sind die äußeren Längsfasern getroffen, im unteren dagegen die zirkuläre Muskelschicht. Die Orientierung ist so gewählt, daß die Längsachse des Bildes der Gefäßachse entspricht, und man erkennt klar, daß die äußeren Längsmuskeln in die Ringmuskeln übergehen. Beide Systeme bestehen aus gekreuzten, spiralig angeordneten Faserzügen.

Das folgende Bild (Abb. 4) gehört zu einem Flachschnitt aus der gleichen Serie und zeigt in der äußersten Wandschicht der Arterie die Verankerung der Längsmuskelzüge im fibrillären Gerüst der Whartonschen Sulze. Die Fasern bilden hier ein weitmaschiges Gitter, dessen Einzelelemente vielfach aus verzweigten glatten



Muskelfasern bestehen, welche sich gänsefußartig aufsplintern und dadurch die Zugwirkung auf eine sehr große Oberfläche verteilen.

Die innere Längsschicht besteht ebenfalls aus einem gekreuzten System von Fasern. Man sieht sie auf der Abbildung 5. Diese Schicht ist bei gleicher Schnittführung wie auf den Abb. 3 und 4

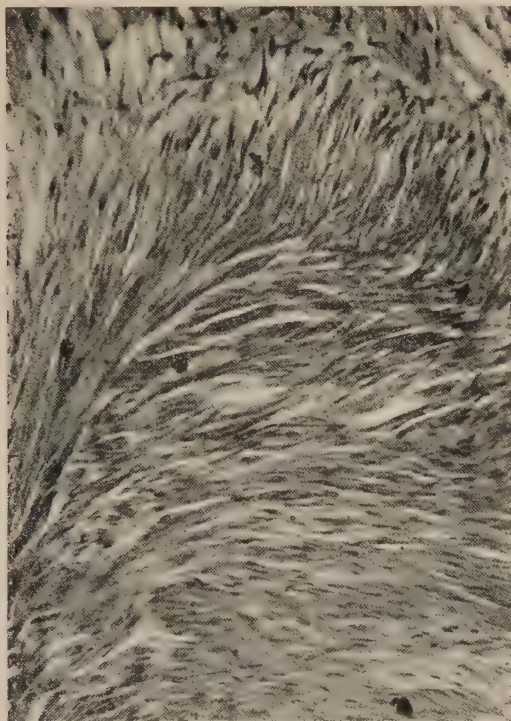


Abb. 3. Flachschnitt in der Längsrichtung des Gefäßes durch die Wand einer Nabelschnurarterie. Oben im Bild ist die äußere Längsfaserschicht getroffen und unten die mittlere konzentrisch angeordnete Hauptfaserschicht. Man erkennt den Übergang der Längsfasern in die Ringfasern und den Aufbau beider Faserschichten aus gekreuzten Spiralzügen

flach getroffen, während alle ringförmig verlaufenden Fasern jetzt außen von ihr im Querschnitt erscheinen. Der Schichtenzusammenhang an den Übergängen der Ringfasern in die Längsfaserzüge ist gut zu erkennen. Die Abb. 6 zeigt einen Ausschnitt dieser Übergangszone. Links im Bilde liegen die quergetroffenen (d. h. die ringförmig verlaufenden) Muskelfasern, welche weiter rechts in die innere Längsschicht übertreten.

Bei kritischer Durchmusterung meiner Serien habe ich festgestellt, daß diese inneren Längsfasern gesetzmäßig nur in einer

Richtung — plazentarwärts — aus der Ringzone austreten, so daß das Muskelgerüst eine polare (einseitig orientierte) Anordnung erhält.

Diese Feststellung eines „polaren“ Baues erfordert viel Erfahrung, viel Geduld und ein großes Material. Die Täuschungsmöglichkeiten durch kleine Faltenbildungen, ungleiche Schnitt-



Abb. 4. Flachschnitt durch die äußerste Muskelfaserschicht einer Nabelschnurarterie in der Richtung ihres Längsverlaufes. Die glatten Muskelfasern verzweigen sich hier und verbinden sich unter gänsefußartiger Aufspaltung ihrer Fibrillen mit den kollagenen Fasern der Whartonschen Sulze

dicke, schräge Schnittführung oder verschiedene Kontraktionszustände sind so groß, daß man sie nur bei genügender Erfahrung am Modell richtig in Rechnung zu stellen vermag.

Der Querschnitt durch ein unkontrahiertes Stück der Arterienwand in der Abb. 7 läßt schließlich alle drei Schichten in Erscheinung treten. Die innere Längsschicht ist immer sehr viel kräftiger entwickelt wie die äußere. Die erstere ist in ein sehr zierliches und dichtes elastisches Fasergerüst eingebaut, welches hier die elastische Grenzmembran ersetzt, die sich bei Arterien gleicher Größenordnung sonst stets findet. (Die *Elastica interna* der Venen-

wand bildet im Gegensatz dazu eine besonders grobfaserige, längs- strukturierte Membran.) Abb. 8 zeigt das elastische Gerüst der Arterienwand auf einem Längsschnitt.

Wenn die Wand kontrahiert ist, sind sowohl die inneren wie die äußeren Längszüge der Muskulatur verschwunden (Abb 9). Man erkennt auf dem Querschnitt nur noch längs- und schräg-



Abb. 5. Längsschnitt durch die Wand einer Nabelschnurarterie. Im Bild Mitte ist die innere Längsmuskulatur flach getroffen. An den Bildrändern sieht man die ringförmige Muskelschicht im Querschnitt. Der Übergang der Ringfasern in die Längfasern ist deutlich zu sehen. Man erkennt außerdem, daß die Ringfasern in Form konzentrischer Lamellen angeordnet sind, zwischen denen sich bindegewebige Verschiebeschichten finden (optisch leer, vergl. Abb. 10)

getroffene Fasern, welche die Gefäßwand als links- und rechts- gewundene Spirale durchsetzen. Die Längsfasern haben infolge der Kontraktion ihre Steigungswinkel so verändert, daß sie nun ebenfalls einen annähernd ringförmigen Verlauf besitzen. Die Verhältnisse entsprechen genau denen wie sie von mir als Kontraktionsfolge beim Ductus deferens analysiert worden sind.

Der Nachweis, daß die Arteria umbilicalis sich auch ebenso wie der Ductus deferens durch die Kontraktion ihrer Muskulatur



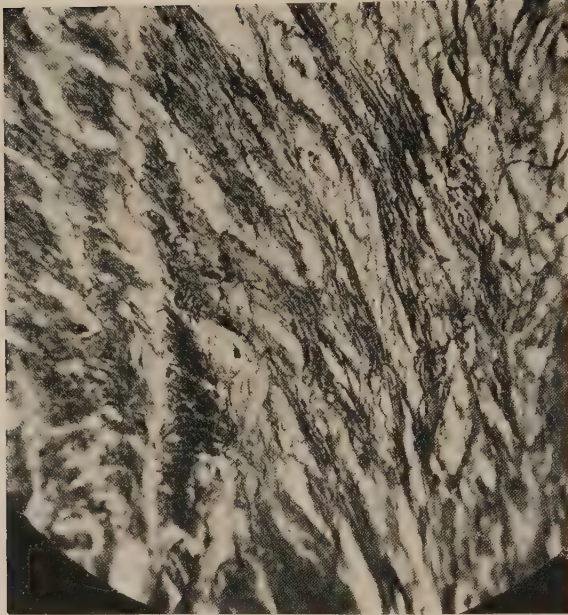


Abb. 6. Stück eines Längsschnittes durch die Nabelschnurarterie aus der Übergangszone zwischen Ringmuskulatur (links im Querschnitt) und innerer Längsmuskulatur (rechts). Man sieht die Fasern aus der Ringschicht nur in einer Richtung — im Bilde rechts unten — in die innere Schicht austreten. Es handelt sich um eine sogen. „polare“ Struktur. (Näheres s. Text). Die Orientierung ist so gewählt, daß die obere Bildkante nabelwärts und die untere plazentarwärts gerichtet ist



Abb. 7. Querschnitt durch die Wand einer unkontrahierten Nabelschnurarterie. Man erkennt im Bild oben eine äußere Längsschicht, dann folgt eine Zirkulärschicht und schließlich eine innere Längsschicht glatter Muskelfasern



aktiv erweitern kann, ist experimentell durch meinen Schüler Gänshirt schon erbracht worden (Morphol. Jahrb. 90, 1/1949).

Entscheidend für diesen Erfolg ist 1. die Spannung des Gefäßes in Richtung seines Längsverlaufes. Die Arterie muß vorher längsgespannt sein. Ist das nicht der Fall (bei fehlender Durchströmung



Abb. 8. Längsschnitt durch die Wand einer Nabelschnurarterie (Elastica-Färbung). In der Bildecke rechts unten ist ein Stück des Lumens zu sehen. Man erkennt rechts im Bilde ein sehr zierliches, fein verteiltes elastisches Gerüst, welches die ganze innere Längsschicht durchsetzt. Innerhalb der Media (im Bilde links, mit quergetroffenen Fasern) sind keine elastischen Fasern vorhanden

nach der Abnabelung), dann kommt es zu ungeordneten Teilkontraktionen und streckenweise zum Verschlusse des Gefäßes durch das Auftreten innerer Längsfalten.

2. ist von entscheidender Bedeutung der Flüssigkeitsgehalt bzw. der Quellungs Zustand des Gallertgewebes, in welchem die Arterie eingebettet liegt. Bei intaktem Plazentarkreislauf ist die Sulze stark aufgequollen. Bei Entquellung oder Austrocknung der Sulze wird das Lumen des Gefäßes durch die Kontraktion verschlossen.

Die gleiche Muskulatur, welche vor der Geburt das Lumen erweitert und offenhält, bringt danach das Lumen des Gefäßrohrs zum Verschluß. Es gibt also zwei verschiedene Arten der Formänderung der Gefäßwand: a) Die geordnete Gesamtkontraktion der Muskulatur, welche zu einer Umstellung der ganzen Wandstruktur führt, bei starker Aufquellung der Sulze und unter Voraussetzung einer gewissen Längsspannung der Gefäßwand. Sie

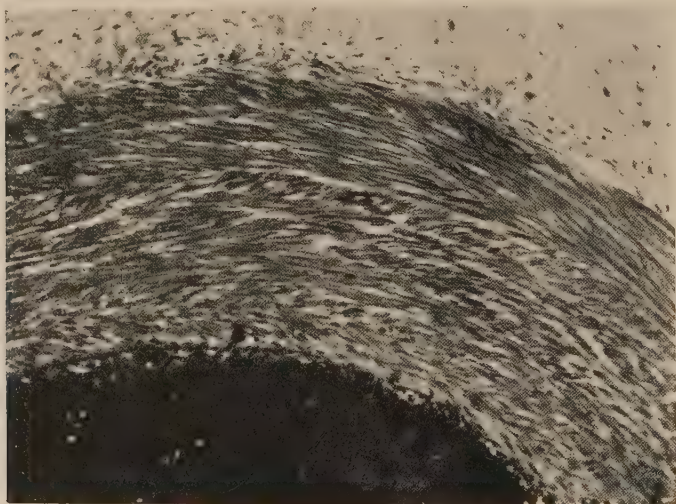


Abb. 9. Querschnitt durch eine kontrahierte Nabelschnurarterie, 5 Min. nach dem Einlegen in eine 10% BaCl-Lösung (vgl. Abb. 7.) Die beiden längsgetroffenen Schichten der Muskulatur sind verschwunden. Alle Fasern verlaufen ringförmig bzw. schräg. Das gekreuzte System der Fasern ist deutlich an dem Fischgrätenmuster zu erkennen, welches sie bilden

hat eine Weiterstellung des Rohres zur Folge und alle längsverlaufenden Fasern verändern dabei ihre Steigungswinkel so, daß die ganze Muskulatur nun in ringförmiger Anordnung erscheint (Abb. 9).

b) Eine unkoordinierte Kontraktion der Muskelfasern, die an verschiedenen Stellen gleichzeitig oder nacheinander einsetzt — bei Entquellung der Sulze und bei fehlender Längsspannung. Unter diesen letzten Voraussetzungen ist eine Weiterstellung des Rohres mit planmäßiger Umordnung des Wandgerüsts nicht möglich. Sie führt deshalb mit einer Ausbildung innerer Längswülste stets zum Verschluß des Lumens, und dieser Zustand tritt normalerweise nach der Geburt ein. Eine besondere Muskelanordnung scheint für diesen Fall bedeutungslos, da jede Kon-

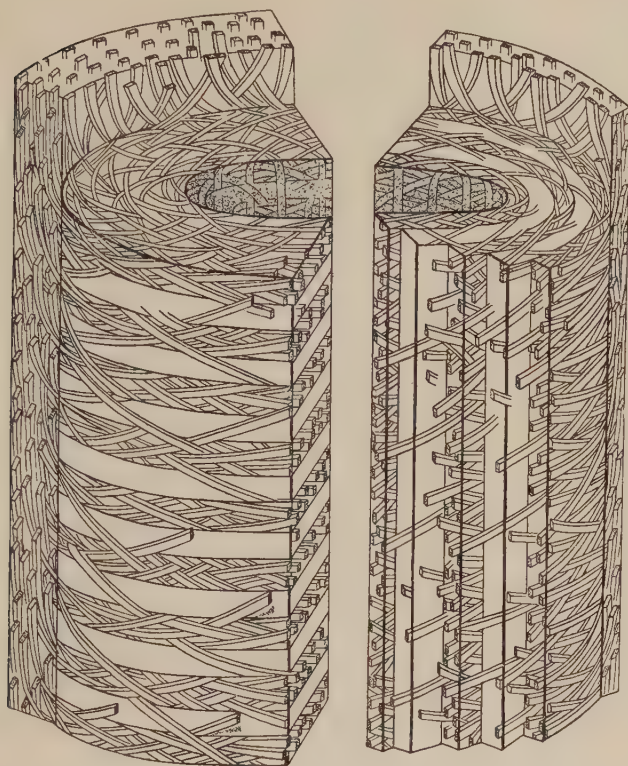


Abb. 10. Strukturschema des Ductus deferens — links im Bilde — und der Nabelschnurarterie — im Bilde rechts —. Der Verlauf der Muskelfasern, welche als kantige Bänder dargestellt sind, ist bei beiden Rohren prinzipiell gleich. Die innere Längsschicht ist nur angedeutet. Unterschiedlich ist nur die Anordnung der bindegewebigen Verschiebeschichten (optisch leer) zwischen den Faserzügen der Muskulatur. Beim Ductus deferens bildet die Muskulatur dicht aufeinanderfolgende Ringe, welche mit Bindegewebsschichten abwechseln. Bei der Nabelschnurarterie handelt es sich um Lamellen, welche in konzentrischer Folge mit bindegewebigen Lamellen abwechseln. Die Kontraktion des Ductus deferens ermöglicht eine Längsraffung des ganzen Rohres. Bei der Arteria umbilicalis ist nur eine radiäre Schichtenverschiebung möglich

traktion, gleichgültig wo und wie die Fasern in der Wand liegen, immer zu einem Lumenverschluß führen muß, wenn die Zunahme der Faserdicke nur lumenwärts ausgeglichen werden kann.

Vergleicht man die Funktion der Wand einer Nabelschnurarterie mit der eines Ductus deferens, dann zeigen sich wesentliche Unterschiede. Beide Rohre können aktiv weitergestellt werden, aber die mechanischen Voraussetzungen dieses Vorganges sind in beiden Fällen verschieden trotz der prinzipiell übereinstimmenden Muskelanordnung.



Da der Ductus deferens nur sehr locker mit seiner Umgebung verbunden ist, kann er sich durch Längsraffung der ganzen Wand verkürzen. Das kann die Nabelschnurarterie nicht, ohne sich gleichzeitig aus der Whartonschen Sulze zu lösen. Sie kann nur erweitert werden, wenn eine stark gequollene Sulze den notwendigen Raum zu einer Verschiebung in radiärer Richtung bietet.

Diese funktionelle Überlegung wird durch einen wichtigen Strukturunterschied zwischen Ductus deferens und Arteria umbilicalis gestützt. Bei beiden ist die Gliederung der Muskelmasse durch das Bindegewebe in ganz verschiedener Weise durchgeführt. Trotz gleicher Art des Muskelverlaufs haben wir in jedem Fall eine andere Struktur im Aufbau der ganzen Wand vor uns. Während beim Ductus deferens (Abb. 10 linke Hälfte) die bindegewebigen Verschiebeschichten (sie sind auf der Abbildung als leere Räume dargestellt) in Richtung der Gefäßachse hintereinanderfolgend in zirkulären Ringen angeordnet sind, finden sich bei der Arteria umbilicalis (Abb. 10 rechte Hälfte) flächenhaft konzentrisch geordnete Verschiebeschichten, welche in radiärer Richtung aufeinanderfolgend in die Wand eingebaut sind. Das bedeutet ganz allgemein gesprochen: Die Arteria umbilicalis ist auf eine radiäre Umstellung ihrer Gefäßwand hin konstruiert, der Ductus deferens dagegen auf Längsraffung eingestellt.

Trotzdem erfolgt auch bei der Arteria umbilicalis eine Erweiterung nicht nur passiv durch Dehnung, sondern aktiv durch Kontraktion ihrer Wandmuskulatur. Der ausschließlich ringförmige Verlauf der Muskelfasern im weitgestellten Gefäßrohr (Abb. 9) ist auf keine andere Weise zu erklären. Die Wand muß in der Längsrichtung gerafft werden, um diese Winkeländerung nach dem Prinzip der Verstellung eines Scherengitters bei den in steilen Schraubentouren verlaufenden Fasern der Längsschichten hervorzurufen. Es ist ganz ausgeschlossen, daß irgendeine passiv von innen her dehnende Kraft, die bei meinen Experimenten auch vollständig fehlte, zu einer Materialverschiebung im Sinne einer Raffung in Richtung der Längsachse des Gefäßes führen kann. Das schließt nicht aus, daß der hohe Blutdruck in der Arteria umbilicalis bei der Weiterstellung in entscheidender Weise trotzdem mit im Spiel ist.

Die passive Dehnung des durch seine Muskulatur längsgespannten Rohres ist wahrscheinlich mechanisch und reizphysiologisch die Voraussetzung für eine aktive Umstellung der gesamten Wand-



konstruktion. Aber auch ein hoher Flüssigkeitsgehalt der Sulze und die Möglichkeit einer Flüssigkeitsbewegung in ihr sind passive Voraussetzungen zur Weiterstellung des Gefäßrohrs.

Offne Dehnung von innen her, die sowohl in der Längsrichtung wie quer zur Gefäßachse erfolgt, verliert das sich über der Blutsäule in der Längsrichtung retrahierende Muskelgerüst Halt und Führung, und ohne den Quellungsdruck der Sulze verliert die radiär in ihr gespannte Arterienwand ihr punctum fixum. Die Muskelkontraktion schließlich ist unentbehrlich, weil sie allein durch Längsraffung zu einer Weiterstellung der Faserkonstruktion in der Wand führen kann.

Es geht weder ohne Aktivität der Muskulatur noch ohne einen der beiden anderen Faktoren, welche die Gefäßwand passiv im Sinne einer Weiterstellung beeinflussen. Sie müssen alle gleichzeitig zusammenwirken. Ist das nicht der Fall, dann entsteht immer ein enges, im Querschnitt rosettenförmiges Lumen im Gefäßrohr (Gänshirt 1949).

v. Hayek hat einleuchtend nachgewiesen, daß der schraubenförmige Faserverlauf eine sehr starke Lumenverengung bei relativ geringer Faserverkürzung ermöglicht. Er betrachtet deshalb die Funktion der Muskulatur auch nur von diesem Gesichtspunkte aus. Dabei übersieht er aber die zweite, ebenfalls naheliegende Funktionsmöglichkeit, welche den in steilen Schraubentouren angeordneten Fasern die Fähigkeit verleiht, bei ihrer Kontraktion das Lumen zu erweitern.

Die Tatsache, daß diese in der Konstruktion gegebene Möglichkeit auch verwirklicht wird, ist durch das Experiment genau so erwiesen wie beim Ductus deferens.

v. Hayeks Feststellung, daß mit der Erweiterung des Lumens der Gefäße die Kreuzungswinkel der Muskelfasern flach werden, sodaß diese dann alle mehr oder weniger ringförmig verlaufen, kann durch meine eigenen Ergebnisse bestätigt werden. Wieso aber die Muskulatur rein passiv durch Dehnung des Rohres umgestellt werden soll, ist nicht ersichtlich. Zur Umstellung des bindegewebigen Gerüsts, in dem die Muskulatur steckt, sind zweifellos Kräfte notwendig, welche innerhalb der Wand selbst aktiv angreifen. Der von v. Hayek beschriebene „Dehnungszustand“ beruht sicher auf einer aktiven Umstellung und Weiterstellung der Wand, die natürlich auch durch einen Dehnungsvorgang bei steigendem Innendruck ausgelöst werden kann.

Bei der Analyse des Mechanismus dieser Weiterstellung sind bei der Arteria umbilicalis ganz andere Faktoren zu berücksichtigen als beim Ductus deferens.

Das sind:

1. der Flüssigkeitsgehalt innerhalb der Whartonschen Sulze;
2. die polare Anordnung des Faserverlaufs in der Gefäßwand (Abb. 6) und die konzentrische Anordnung der bindegewebigen Verschiebeschichten (Abb. 10);
3. die Lage des Punctum fixum bei der Muskelkontraktion.

Eine Erweiterung der Arteria umbilicalis ist nur möglich innerhalb einer stark gequollenen Sulze — d. h. nur dann, wenn die bei der Kontraktion dicker werdende Muskulatur in radiärer Richtung nach außen ausweichen kann, indem sie die Flüssigkeit innerhalb der Sulze verdrängt. Diese Flüssigkeit stammt aus dem Blutkreislauf des Foetus. Runge hat beim Menschen nachgewiesen, daß der Stoffaustausch in der Nabelschnur auf dem Wege einer Diffusion durch die Wand der Nabelvene erfolgt. Senkt sich der Blutdruck in der Vene, deren Wand normalerweise unter einem relativ sehr hohen Druck steht (32—48 mm Hg.), dann kommt es von einem gewissen Grenzwert an (25 mm Hg) zur Resorption der Flüssigkeit aus der Gallerte ins Blut. Da bei dem außerordentlich geringen Kapillarwiderstand in der Plazenta der Druck in der Vena umbilicalis unmittelbar vom Arteriendruck (75 mm Hg) abhängt, ist anzunehmen, daß bei intaktem Kreislauf mit steigendem arteriellem Druck auch mehr Flüssigkeit durch die Venenwand in die Sulze hinein diffundiert.

Da nur bei starker Aufquellung der Gallerte die Möglichkeit zur aktiven Weiterstellung des Rohres besteht, müßte durch diese (mit einer entsprechend folgenden Druckherabsetzung) der Flüssigkeitsgehalt der Sulze auch wieder vermindert werden.

Der Kontraktionsvorgang in der Wand einer Nabelschnurarterie hätte dann bei intaktem Plazentarkreislauf den Sinn eines Regulationsmechanismus, welcher den Flüssigkeitsgehalt der Sulze konstant erhält — denn davon hängt andererseits wieder die ungehinderte Durchblutung der Plazenta ab. Wenn nämlich der Flüssigkeitsgehalt entscheidend absinkt, dann verengt sich das Arterienlumen sobald es zu einer Kontraktion der Muskelwand kommt.

Die besondere Struktur des bindegewebigen Skeletts in der Arteria umbilicalis und die einseitige Lage des punctum fixum beim Kontraktionsvorgang erhalten erst im Zusammenhang mit diesen

Milieubedingungen innerhalb der Whartonschen Sulze ihre Bedeutung.

Aus der konzentrischen Anordnung der Verschiebeschichten (Abb. 10) ergibt sich sinngemäß, daß eine Erweiterung oder Verengung des Rohrs überwiegend durch Materialverlagerungen in radiärer Richtung von der Gefäßachse aus zustande kommen muß. Das entspricht der experimentell nachweisbaren starken Zunahme des Nabelstrangdurchmessers beim Quellungsvorgang. Eine Erweiterung durch Längsraffung des ganzen Rohres wie beim Ductus deferens ist dagegen unmöglich. Sie müßte die Arterie innerhalb der Sulze aus ihrer Verankerung lösen. Daraus folgt, daß das punctum fixum der Muskelfasern beim Kontraktionsvorgang außen in der Befestigungszone zwischen Arterienwand und Gallertgewebe liegen muß. Es entspricht also den äußeren Enden der die Wand durchziehenden Faserzüge und liegt damit immer etwas weiter nabelwärts als die in der inneren Längsschicht verlaufenden Muskelenden.

Beim Ductus deferens liegen die Verhältnisse ganz anders. Bei diesem Konstruktionstypus erfolgt die Erweiterung durch eine starke, im Experiment deutlich sichtbare Längsraffung der ganzen Wand. Hier liegt das punctum fixum offenbar inmitten der Muskulatur. Beide Längsschichten sind deshalb auch annähernd gleich stark und gut entwickelt. Die bindegewebigen Verschiebeschichten innerhalb der Media sind diesem Verhalten entsprechend ringförmige Zonen, welche einander in Richtung des Längsverlaufs des Rohres in regelmäßigen Abständen folgen.

Bei der Nabelschnurarterie dagegen muß jede Kontraktion zu einer Längsdehnung der innersten Muskelschicht führen. Für diesen Vorgang spricht auch das dichte, aber diffus verteilte und aus sehr zierlichen Fasern bestehende elastische Gerüst in der inneren Längsschicht der Arterienwand, das sonst bei Arterien gleichen Kalibers in dieser Form nicht vorkommt.

Wenn das Punctum fixum bei der Kontraktion an dem einen Ende der Faser liegt, dann muß diese Längsdehnung die Folge einer geordneten Materialverschiebung sein, welche in Richtung auf das weiter nabelwärts liegende äußere Faserende hin erfolgt. Ob zusammen mit der durch diese Umlagerung bedingten Winkeländerungen im Scherengitter der Muskelwand und gleichzeitig mit ihrer Dickenzunahme eine Erweiterung oder Verengung des Lumens zustande kommt, darüber entscheiden der Quellungs-

zustand der Sulze und sicher auch der Innendruck. Sie bestimmen wechselseitig das Ausmaß der radiären Weiterstellung.

Der Kontraktionsvorgang hat dafür zu sorgen, daß der für eine Weiterstellung ohne Spannungserhöhung notwendige örtliche Flächenzuwachs durch eine geordnete Materialverlagerung innerhalb der Wand zustande kommt. Die Quellung der Gallerte schafft die hierzu notwendige Voraussetzung. Der Innendruck wirkt unterstützend mit im Sinne einer Erweiterung, aber es ist nicht unbedingt notwendig. Die Versuche von Gänshirt haben gezeigt, daß auch ohne Durchströmung der Gefäße eine aktive Weiterstellung der Wand möglich ist. Außer einem guten Quellungs- zustand der Gallerte war nur noch eine gewisse Längsspannung des ganzen Rohrs nötig, um diesen Erfolg sicherzustellen. Diese letzte Voraussetzung, die sicher den normalen Verhältnissen bei einer Durchströmung der Arterie entspricht, ist ohne Schwierigkeit aus mechanischen Gründen verständlich, weil das *Punctum fixum* für den Kontraktionsvorgang auch nur bei einer Fixierung der äußeren Wand des Rohres (eben durch den Längszug) „richtig“ liegen kann.

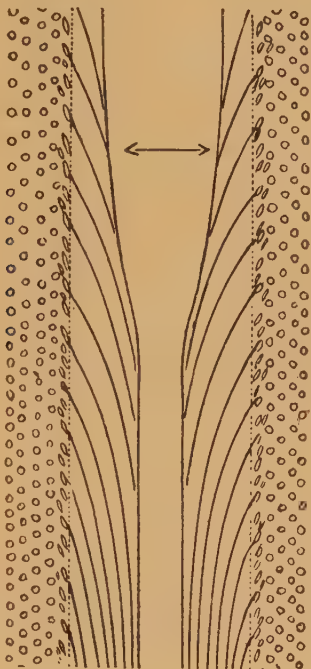
Erst auf Grund dieser Überlegungen erhält die merkwürdige „polare“ Struktur des bindegewebigen Gerüsts in der Gefäßwand (genau wie in der Wand des Darmes und des *Ductus deferens*) ihren Sinn. Sie besitzt eine funktionelle Beziehung zum Blutstrom.

Das nebenstehende Schema (Abb. 11), welches grob schematisch einen inneren Ausschnitt der Wand aus einem Längsschnitt durch die *Arteria umbilicalis* darstellt, soll diese Beziehung erläutern. Das Bild ist im Sinne des Blutstroms so orientiert, daß die Plazenta im weiteren Verlauf des Gefäßrohrs sich an den unteren Bildrand anschließen würde. Im oberen Teil, wo das Gefäßlumen sich infolge eines stärkeren Tonus der Muskulatur oder infolge einer aktiven Kontraktion sich aktiv erweitert hat (Doppelpfeil), ist die innere Längsschicht der Muskulatur dünn und gedehnt. Im unteren Teil dagegen, welcher einem nicht erweiterten Gefäßabschnitt zugehört, ist sie dick. Der einseitig gerichtete polare Verlauf der Muskelfasern, welche in die innere Längsschicht einlaufen, führt dazu, daß sich das Rohrlumen infolge dieser allmählichen Zunahme der Längsmuskulatur plazentarwärts von einer erweitern Stelle konusförmig verengt. Das kann natürlich auch „oberhalb“ (d. h. nabelwärts im Sinne des Blutstromes) von einer erweiterten Stelle der Fall sein, wenn eine Kontraktion sich nur



auf bestimmte Teile des Rohres beschränkt. Wir können aber mit Sicherheit annehmen, daß derartige lokale Kontraktionen, welche den Blutkreislauf behindern und zur Ausbildung sogenannter Hobokenscher Knoten führen, erst nach der Geburt auftreten, und

Abb. 11. Schema eines Längsschnittes durch die Wand einer Arteria umbilicalis. An den Rändern ist die quergetroffene Ringmuskelschicht angeschnitten. In der Mitte sieht man die aus der Ringfaserschicht kommende innere Längsmuskelschicht. Bei aktiver Kontraktion der Wandmuskulatur wird die innere Längsmuskelschicht in dem erweiterten Abschnitt (Doppelpfeil) einseitig gedehnt. Peripherwärts von dieser Stelle verengt sich das Lumen konusförmig durch allmähliche Zunahme der Längsmuskulatur. Die Orientierung ist so gewählt, daß die untere Bildkante zur Plazenta hin ausgerichtet ist



daß die Arterienwand bis zu diesem Zeitpunkt im ganzen unter einem sehr gleichmäßigen Tonus steht, welcher das Gefäßlumen offenhält.

Meine Untersuchungen an 10 ausgesuchten Nabelschnüren, die durch Kaiserschnitt gewonnen wurden und in körperwarmer physiologischer Kochsalzlösung unmittelbar nach der Geburt durch eine Formolinjektion fixiert wurden, haben ergeben, daß das Lumen der Arterien dann im allgemeinen überall den gleichen Durchmesser zeigte, aber in der Nähe der Plazenta war es stets enger als in Nabelnähe. Ich neige auf Grund dieses Befundes zu der Ansicht, daß der Tonus der Gefäßmuskulatur in der Nabelschnur plazentarwärts allmählich abnimmt. Das würde im Sinne der Abbildung 11 eine allmähliche Verengung des Lumenquerschnitts und damit eine periphere Widerstandserhöhung sowie

einen Druckanstieg im Plazentarkreislauf zur Folge haben. Auch die für das Zustandekommen einer Umstellung der Wandstruktur notwendige Längsspannung des Gefäßrohrs, die bei der Länge und Beweglichkeit der Nabelschnur sonst schwer realisierbar erscheint, wäre auf diese Weise zu erklären. Die unter Druck stehende Blutsäule, welche am Ende der Nabelschnur durch ein engeres Lumen gepreßt werden muß, dehnt dann die Arterienwand in ihrer Längsrichtung.

So ergibt sich im ganzen eine viel lebendigere Vorstellung von der Funktion der Nabelschnurarterie. Wir müssen annehmen, daß ihrer wohlentwickelten und spezifischen muskulären Struktur nicht nur eine „prospektive“ Bedeutung hinsichtlich des Lumenverschlusses nach der Geburt zukommt, sondern auch eine höchst aktuelle. Die Muskulatur in der hier realisierten Anordnung hat die Aufgabe, das Lumen der Schlagadern während der Schwangerschaft weiterzustellen bzw. offenzuhalten. Die Regelung dieser Funktion durch Außenfaktoren (Blutdruck, Temperatur und Quellungszustand der Gallerte) muß bei der Nervenlosigkeit der Nabelstranggefäße als eine besonders zweckmäßige Sicherung aufgefaßt werden. Die Tatsache, daß die Änderung dieser Faktoren, welche ganz unabhängig vom Foetus nach der Geburt durch die Abkühlung und Konsistenzänderung der Sulze eintritt, dann zur umgekehrten Wirkung führt — indem jede Kontraktion nun den Verschluß des Lumens bedingt —, erhöht den Eindruck der Zweckmäßigkeit dieses Geschehens.

Ganz abgesehen von dieser spezifischen Bedeutung sind die auf Grund eines allgemein verbreiteten einfachen Strukturplanes hier verwirklichten Funktionsverhältnisse bei den Nabelschnurarterien aber auch von einem besonderen allgemeinen Interesse wegen der Mannigfaltigkeit der Möglichkeiten. Es ist bedeutsam, daß hier zum ersten Male die aktive Weiterstellung einer Arterie auf Grund einer strukturellen und funktionellen Analyse festgestellt worden ist.

Entscheidend für den Erfolg einer Muskelkontraktion ist demnach die Gesamtsituation des mechanischen Systems, in welchem sich der Vorgang abspielt — und nicht die Reizbildung vom Vagus oder Sympathicus aus.

Die Nabelstrangarterien verfügen über verschiedene Einstellungsmöglichkeiten, obgleich sie nervenfrei sind. Ja, selbst wenn sie vom Vagus und Sympathicus innerviert würden — wenn es

gestattet ist, dies theoretisch zu unterstellen —, würden deren Reize nur innerhalb des hier durch die Struktur gegebenen Rahmens wirksam sein können.

Mit dieser Vorstellung, welche eine Überschätzung des Nervensystems beim Zustandekommen verschiedener Formzustände der Gefäßwand vermeidet, möchte ich die Notwendigkeit begründen, derartige Untersuchungen auch bei anderen Arterien fortzusetzen (H. Fischer).

Vom Nervensystem können immer nur Muskelkontraktionen ausgelöst werden. Welche Formänderungen sich dann aber ergeben, das hängt nicht mehr vom Nervenreiz ab, sondern allein von der Struktur der Gefäßwand. So banal und selbstverständlich diese Feststellung auch sein mag, hat doch die unkritische, bisher übliche Betrachtungsweise gezeigt, daß sie nicht überflüssig ist. Es ist jedenfalls unzulässig, über die Funktion von Gefäßen allgemeine Aussagen zu machen, ehe man ihre speziellen und sicher außerordentlich vielseitigen örtlichen Voraussetzungen übersehen kann.

Da eine funktionelle Betrachtung der Gefäßwand über die Konstatierung gewisser Grundregeln des Baues und der Funktion, die im allgemeinen auch nur die Materialanalyse betreffen, bisher nicht herausgekommen ist, liegt die Aufgabe einer systematischen Untersuchung unseres ganzen Gefäßsystems unter dem Gesichtspunkt seiner funktionellen Differenzierung noch vor uns.

## Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Gefäßwand

### I. Untersuchungen an der Nabelschnurarterie des Menschen

#### Zusammenfassung

Die glatte Muskulatur bildet in der Wand der Nabelschnurarterien ein System gekreuzter Spiralzüge mit wechselndem Steigungswinkel. Das Bindegewebe bildet ein in der Längsrichtung einseitig orientiertes Gerüst.

Während der Schwangerschaft ist es Aufgabe der Muskulatur, die Arterien offenzuhalten oder aktiv zu erweitern. Eine entscheidende Voraussetzung dafür ist ein hoher Quellungszustand des Gallertgewebes in der Nabelschnur.

## Значение функциональной структуры сосудистой стенки

### I. Исследования пупочной артерии человека

#### Краткое содержание

Гладкая мускулатура образует в стенке пупочных артерий систему скрещивающихся, спирально расположенных пучков с меняющимся углом наклона. Соединительная ткань образует продольный костяк.

Задачей мускулатуры артерий во время беременности считается раскрытие или активное расширение их просвета. Решающей предпосылкой этого является сильное разбухание студенистой ткани в пуповине.

## Significance of the Functional Structure of the Vascular Wall

### I. Investigations on the Arteries of the Umbilical Cord of Man

#### Summary

The smooth muscles form in the wall of the umbilical arteries a system of crossing spirals with different angles of inclination. The connective tissue forms a preferably longitudinal scaffold.

During pregnancy it is the role of the muscular system to keep patent or actively to dilate the lumen of the arteries. A decisive stipulation for this is a high degree of turgescence of the gelatinous tissue of the umbilical cord.

## L'importance de la structure fonctionnelle de la paroi vasculaire

### I. Etudes sur l'artère ombilicale de l'homme

#### Résumé

La musculature lisse constitue dans la paroi des artères ombilicales un système de spirales croisées dont les angles d'inclinaison varient. Le tissu conjonctif constitue une charpente orientée unilatéralement dans le sens longitudinal.

Pendant la grossesse, le rôle de la musculature est de maintenir les artères ouvertes ou de les élargir activement. Une condition nécessaire à cet état est la turgescence élevée du tissu gélatineux du cordon ombilical.



## Schrifttum

Fischer, H.: Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand. *Morph. Jb.* — in einem der folgenden Hefte dieser Zeitschrift. — Goerttler, K.: Die Konstruktion der Wand des menschlichen Samenleiters und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **74** (1934). — Zur Arbeit Gänshirt: „Funktion und Struktur der Nabelarterien“, Vortrag Anat. Ges. Bonn 1949. *Anat. Nachr.* **1**, H. 4—8, Stuttgart 1950. — Gänshirt: Bau und Funktion menschlicher Nabelschnurarterien. *Morph. Jb.* **90**, 1 (1949). — Häusler, H.: Ein experimenteller Nachweis schraubenförmiger Struktur der Arterienwand. (*Naunyn-Schmiedebergs Arch. f. experimentelle Pathologie u. Pharmakologie* (1933)). — v. Hayek, H.: Der funktionelle Bau der Nabelarterien und des Ductus Botalli. *Z. Anat.* **105** (1935). — Henneberg, B.: Beiträge zur feineren Struktur, Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Umbilikalgefäße des Menschen. *Anat. H., H. LXIII*, **19**, H. 3 (1902). — Lochmann, F.: Zur Anatomie u. Physiologie der Umbilikalgefäße. (Dissertation Heidelberg 1900). — Melka, J.: Pränatal beginnende Obliteration der Nabelstrangarterien als Ursache der Geburt. *Anat. Anz.* **76** (1933). — Runge, H.: Experimentelle Untersuchungen über den Nabelschnurkreislauf. *Arch. Gynäk.* **132**. — Runge, H.: Über die Funktion der Nabelschnur und des Amnions. *Zbl. Gynäk.* (1927). — Schultze-Jena, B. S.: Über die schraubenförmige Struktur der Arterienwand. *Morph. Jb.* **83** (1939). — Shordania, J.: Funktion der Sperrvorrichtungen der Nabelgefäße des Menschen. *Anat. Anz.* **88** (1939). — Stutz, G.: Der Nabelstrang und dessen Absterbeprozess. (Dissertation Leipzig 1878). — Böger, A., u. Wezler, K.: Zur Wirkung der Muskulatur auf die Elastizität der lebenden Arterienwand. Zugleich ein Beitrag zum Problem des roten Hochdruckes. *Kliwa* 1936 Nr. 16/17. — Wezler, K., u. Böger, A.: Der arterielle Gesamtwiderstand unter verschiedenartigen Sympathicusreizen. *Naunyn-Schmiedebergs Arch. f. experimentelle Pathol. u. Pharmakol.* **187**, H. 1 (1937). — Wezler, K.: Die Mechanik des Kreislaufes als Grundlage seiner nervös-hormonalen Steuerung. *Wiener Arch. f. Innere Med.* **37** (1943).

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.  
Direktor: Prof. Dr. Goertler*

## Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand

Von

**Hans Fischer**

Mit 17 Abbildungen im Text

*Herrn Professor Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstage  
gewidmet*

### Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung und Problemstellung . . . . .	395—396
2. Die spirale Anordnung der Arterienmuskulatur, das muskulöse Spiralsystem als Sonderfall eines allgemeinen Bauprinzips . . . . .	396
3. Mathematische Ableitungen über die Änderung der Steigungswinkel muskulöser Spiralsysteme bei der Kontraktion ihrer Muskulatur . . . . .	396—402
4. Mathematische Ableitungen über Lumen- und Längenveränderungen muskulöser Spiralsysteme bei der Kontraktion ihrer Muskulatur. Die Übereinstimmung der mathematischen Ableitungen mit experimentellen Befunden. Der Sinn der mathematischen Bearbeitung . . . . .	402—405
5. Die Untersuchungsergebnisse von Schultze-Jena über den Bau der Wand. Stellungnahme zu den Untersuchungen von Schultze-Jena . . . . .	405—409
6. Untersuchungen über die funktionelle Struktur der Wandmuskulatur. Herstellung von Semperpräparaten, Herstellung von Aufhellungspräparaten, Untersuchung der Wand durch systemgerechte histologische Schnitte. Auswertung der Befunde. Besonderheiten des muskulösen Spiralsystems der Wand . . . . .	409—417

7. Theoretische Ableitungen über die Anordnung der bindegewebigen Verschiebeschichten. Hinweise durch die Untersuchungen von Petersen und Goerttler. Bestätigung der Ableitungen durch histologische Untersuchungen . . . . .	417—422
8. Die Bedeutung der funktionellen Struktur der Muskulatur bei Längsdehnungen des Gefäßes. Experimentelle Untersuchungen. Modellversuche. Interpretation der Formveränderung . . . . .	422—428
9. Die kubische Erweiterung des erschlafften und kontrahierten Gefäßes. Die funktionelle Interpretation der Untersuchungen von Marey, Roy und Mc. William. Demonstration der Formveränderungen an Modellen . .	428—431
10. Strukturanalytische Untersuchungen der Wand in durch Pharmaka hervorgerufenen extremen Funktionszuständen. Die Übereinstimmung der morphologischen Befunde mit den theoretischen Berechnungen. Das „aktive“ Regulationssystem der Wand, die Änderung der Wandspannung und die Lumenänderung . . . . .	431—437
11. Der Begriff des „punctum fixum“. Die Fixpunktverlagerung bei der Kontraktion der Muskulatur. Die Bedeutung der Fixpunktverlagerung . . . . .	437—441
12. Zusammenfassung . . . . .	441—444
13. Literaturverzeichnis . . . . .	445

Die bisherige Anschauung über die Struktur der Arterienwand wurde vorwiegend durch histologische Schnitte, besonders durch Querschnittsbilder, bestimmt. Diese Art der Untersuchung führte zwar zu einer sehr vollkommenen Materialanalyse aller in der Wand vorhandenen Bauelemente, sagt aber wenig über die räumliche Anordnung der Einzelteile und ihre Verwendung im Dienste der funktionellen Aufgabe der Gefäße aus. Dementsprechend findet sich in der Literatur eine Fülle von einzelnen Angaben und Sonderbefunden, während sich nur wenige Arbeiten mit dem systemartigen Zusammenhang der Gewebe beschäftigen. Es handelt sich hierbei vorwiegend um Untersuchungen von Benninghoff über die funktionelle Struktur der Arterien vom elastischen Typ. Unsere Kenntnisse über die Arterien vom muskulösen Typ sind weitgehend geringer. Schultze-Jena hat festgestellt, daß die Muskulatur dieser Arterien in Spiralzügen angeordnet ist. Seine funktionelle Interpretation, daß durch diese Bauweise die Kontinuität des Muskelrohres bei passiven Längsdehnungen gewahrt bleibe, soll im folgenden ergänzt werden. Hierbei sollen die mit

der Kontraktion von Muskelspiralen einhergehenden räumlichen Veränderungen zunächst behandelt werden. Wichtige Angaben über diese Formveränderungen finden sich nicht in der Gefäßliteratur, wohl aber im Schrifttum über die funktionelle Anatomie anderer Hohlorgane. Die in diesen Arbeiten veröffentlichten Untersuchungsergebnisse lassen es gerechtfertigt erscheinen, die Anordnung der Arterienmuskulatur als Sonderfall eines allgemeinen Bauprinzipis zu betrachten, das der Organismus in zahlreichen Variationen verwendet. Die mit der Kontraktion von Muskelspiralen einhergehenden räumlichen Veränderungen sind der unmittelbaren Vorstellung nur wenig zugänglich. Modellversuche können den Funktionsablauf verdeutlichen. Sie gestatten darüber hinaus eine systematische Abänderung des Bauprinzipis und lassen dabei erkennen, wie mit dieser Abwandlung auch das funktionelle Verhalten variieren muß. Kurz: Die Beziehung zwischen Bau und Leistung wird durch Modellversuche in ihren Bedingungen erkannt. Goerttler, der nach diesen Methoden gearbeitet hat, beschäftigt sich daher in seiner Arbeit über den Ductus deferens nicht nur mit der funktionellen Anatomie dieses Organes, sondern macht zusätzlich Angaben über das funktionelle Verhalten muskulöser Spiralsysteme überhaupt.

Goerttler stellt fest, daß eine Muskelspirale bei einem Steigungswinkel über 45 Grad bei ihrer Kontraktion lumenerweiternd wirken kann, während ein geringer Steigungswinkel das Gegenteil hervorruft. Die induktiven Untersuchungsergebnisse Goerttlers können durch deduktive Ableitungen ergänzt werden<sup>1</sup>.

Wenn wir versuchen, ein Rohr aus einzelnen Fasern aufzubauen, wobei die Faser eine zylindrische Form und einen bestimmten Durchmesser ( $d$ ) haben soll<sup>2</sup>, so können wir eine Anordnung

<sup>1</sup> Die folgende Beweisführung bezieht sich nur auf Spiralsysteme mit einem kreisförmigen Lumen. Weicht die Lichtung des Muskelrohres von dieser Form ab, wie zum Beispiel bei der Arteria umbilicalis, so gelten andere Gesetze. Aus den Ableitungen selbst gehen zwar die Bedingungen ihrer Gültigkeit hervor, jedoch ist der eben gemachte Hinweis notwendig, um Mißverständnissen vorzuzukommen.

<sup>2</sup> In den folgenden Ableitungen wird angenommen, daß die Fasern alle den gleichen Durchmesser haben. Diese Annahme ist aus mehreren Gründen berechtigt. An dieser Stelle soll nur darauf hingewiesen werden, daß es für die weitere mathematische Bearbeitung zunächst gleichgültig ist, ob  $d$  als durchschnittliche Faserdicke definiert wird, oder ob solche Fasern angenommen werden, die alle den gleichen Durchmesser haben.



Faserzahl  $n$   
Faserdurchmesser  $d$   
Umfang  $= n \cdot d$

Abb. 1a. Aufbau eines Rohres aus einzelnen achsenparallelen Fasern mit dem Durchmesser  $d$ . Die achsenparallele Faser schneidet die Querschnittsebene des Rohres in Kreisform. Bei einer Faserzahl  $n$  beträgt der Umfang  $u_1$  des Rohres  $d \times n$

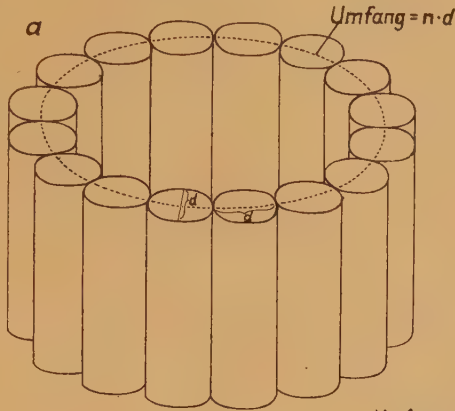
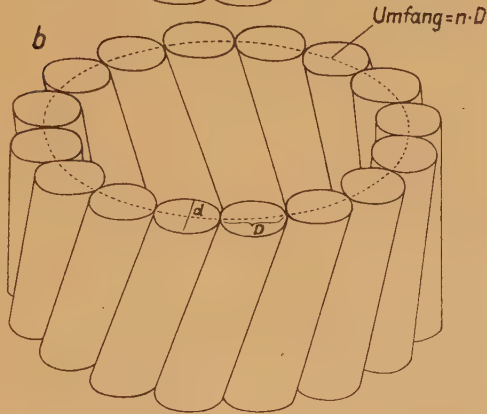


Abb. 1b. Die Fasern der Abb. 1a sind so verschoben, daß sie von ihrem axialen Verlauf abweichen. Die nun schräg verlaufenden Fasern umwinden das Rohr in Spiralzügen und schneiden die Querschnittsebene des Rohres in Ellipsenform. Bei einer Faserzahl  $n$  beträgt der Umfang  $u_2$  des Rohres  $D \times n$ , wenn  $D$  die große Achse der Ellipse ist



Faserzahl  $n$   
Faserdurchmesser = kleine Achse der Ellipse  $= d$   
große Achse der Ellipse  $= D$   
Umfang  $= D \cdot n$

treffen, in der die Fasern parallel zur Rohrachse verlaufen (Abb. 1 a).

Bei einem derartigen axialen Verlauf der einzelnen Faser wird der Umfang ( $u_1$ ) der Rohres durch den Faserdurchmesser ( $d$ ) und die Zahl  $n$  der Fasern bestimmt.

Es ist also

$$u_1 = d \cdot n. \quad (1)$$

Wir können nun die Fasern gegeneinander so verschieben, daß sie etwas von ihrem axialen Verlauf abweichen. Sie stehen dann schräg zur Längsachse und umwinden das Rohr in Spiralzügen (Abb. 1 b).

Die einzelne Faser schneidet infolge ihrer Schrägstellung die Querschnittsebene des Rohres nicht mehr in Form eines Kreises, sondern annähernd in Ellipsenform. Diese wird praktisch vollkommen erreicht, wenn die Zahl der Fasern groß ist. In diesem Fall wird trotz des nunmehr gewundenen Faserverlaufes der (senkrechte) Faserquerschnitt die Kreisform praktisch bewahren. Die Voraussetzung des elliptischen Zylinderschnittes ist dann aber erfüllt.

Der Umfang des Rohres ist dann das Produkt aus der Faserzahl  $n$  und der Länge ( $D$ ) der großen Achse der Ellipse:

$$u_2 = D \cdot n.$$

Die große Achse der Ellipse ( $D$ ) steht zum Durchmesser der Faser  $d$  (der kleinen Achse der Ellipse) in einem Verhältnis, das durch den Steigungswinkel ( $\alpha$ ) der Faser bestimmt wird.

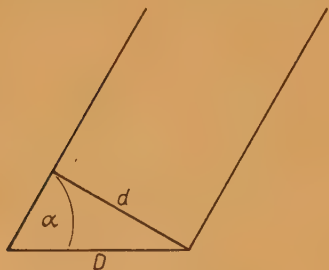


Abb. 2a. Der große Durchmesser ( $D$ ) der auf Abb. 1b dargestellten Ellipse läßt sich durch den Sinus des Steigungswinkels ( $\alpha$ ) der Faser und den Faserdurchmesser ( $d$ ) definieren ( $D = \frac{d}{\sin \alpha}$ ).

Nähere Erklärung s. Text

Wie aus der Abbildung 2a hervorgeht, gilt folgende Proportion:

$$\sin \alpha = \frac{d}{D},$$

$D$  ist dann:

$$D = \frac{d}{\sin \alpha}.$$

Der Umfang ( $u_2$ ) des Rohres ist, wie definiert, bei einer Faserzahl  $n$

$$u_2 = D \cdot n = \frac{d \cdot n}{\sin \alpha}. \quad (2)$$

Nach Formel 1 hat  $u_1$  folgende Größe:  $u_1 = d \cdot n$ .

Stellen wir die Formeln 1 und 2 zusammen, so beträgt

$$u_1 = d \cdot n$$

$$u_2 = \frac{d \cdot n}{\sin \alpha}.$$

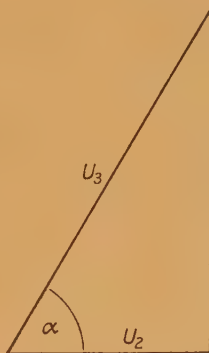
Wir können somit den Wert von  $u_1$  in die Formel 2 einsetzen:

$$u_2 = \frac{u_1}{\sin \alpha}. \quad (3)$$

Drücken wir diese Formel durch Worte aus, so können wir sagen: Der Umfang des Rohres wächst bei einer Schrägstellung der ursprünglich axial verlaufenden Fasern reziprok zum Sinus des Steigungswinkels.

Die bisherige mathematische Ableitung, die in Formel 3 ihren endgültigen Ausdruck gefunden hat, definiert also den Rohrumfang als Funktion der Faserzahl, der Faserdicke und des Steigungswinkels der Fasern. Der Rohrumfang läßt sich aber auch noch aus der Länge der Spiralgänge und dem Steigungswinkel berechnen. Eine senkrecht verlaufende Faser hat einen unendlich großen Spiralgang. Mit fallendem Steigungswinkel wird die Höhe des Spiralganges immer geringer. Der einzelne Spiralgang, d. h. also die Strecke, die im Schrägverlauf das Rohr gerade einmal umfaßt, wird kürzer. Unabhängig davon, wie groß der Umfang ( $u_2$ ) des

Abb. 2b. Der Umfang ( $u_2$ ) des Rohres läßt sich durch die Faserlänge ( $u_3$ ) und den Kosinus des Steigungswinkels definieren ( $u_2 = u_3 \cdot \cos \alpha$ ). Näheres Erklärungen s. Text



Rohres ist, steht die Länge dieses Spiralganges zum Rohrumfang in einem Verhältnis, das lediglich durch den Steigungswinkel ( $\alpha$ ) bestimmt wird, d. h. alle Zylinder, die von Spiralen in einem bestimmten Steigungswinkel umwickelt sind, sind zusammen mit diesen Spiralen ähnliche Figuren im Sinne der Mathematik. Ist, wie gesagt,  $u_2$  der Umfang des Rohres und wird der Zylindermantel in der Ebene ausgebreitet, so ergibt der Spiralgang ( $u_3$ ) eine Gerade, die in dem gegebenen Steigungswinkel  $\alpha$  zur Strecke  $u_2$  verläuft (Abb. 2b).

Es besteht die Beziehung:

$$\frac{u_2}{u_3} = \cos \alpha$$

oder

$$u_2 = u_3 \cdot \cos \alpha. \quad (4)$$

Durch Formel 4 ist also der Umfang ( $u_2$ ) des Rohres definiert, der bereits durch die Formel 3 bestimmt wurde. Wir stellen darum beide Formeln zusammen:

$$u_2 = \frac{u_1}{\sin \alpha} \quad (3)$$

$$u_2 = u_3 \cdot \cos \alpha. \quad (4)$$

Wir können nun die Formeln 3 und 4 kombinieren, indem wir die Werte für  $u_2$  gleichsetzen.

$$\frac{u_1}{\sin \alpha} = u_3 \cdot \cos \alpha.$$

Daraus ergibt sich folgende Proportion:

$$\frac{u_1}{u_3} = \cos \cdot \sin \alpha = \frac{\sin 2\alpha}{2}$$

$$\frac{u_1}{u_3} = \frac{\sin 2\alpha}{2}.$$

In dieser Formel bedeutet  $u_3$  die Faserlänge,  $u_1$  die Faserdicke mal der Faserzahl. Da bei einem Kontraktionsvorgang die Anzahl der Fasern gleich bleibt, wird  $u_1$  also nur durch die Änderung der Faserdicke verändert. Der Quotient

$$\frac{u_1}{u_3}$$

erfährt nun bei der Kontraktion der Muskelfaser eine doppelte Veränderung, indem einmal mit zunehmender Faserdicke der Zähler größer, andererseits mit der gleichzeitig einhergehenden Faserverkürzung der Nenner kleiner wird. Der Wert des Bruches nimmt also mit der Kontraktion der Muskelfasern zu. Diese Zunahme verläuft nun nicht ad infinitum, sondern nur bis zu einem Maximum, das gemäß Formel

$$\frac{u_1}{u_3} = \frac{\sin 2\alpha}{2}$$

dann erreicht wird, wenn der Wert  $\frac{\sin 2\alpha}{2}$  sein Maximum erreicht. Der Wert  $\sin 2\alpha$  kann maximal 1 betragen, das ist der Fall, wenn  $2\alpha = 90^\circ$  sind, dann ist  $\alpha$  aber  $45^\circ$ .

Aus den entwickelten Formeln gehen nun folgende Notwendigkeiten hervor:

1. Die Kontraktion der Muskelfasern muß mit einer Änderung des Steigungswinkels einhergehen.
2. Hierbei verändern sich die Steigungswinkel so, daß sie den Grenzwert von  $45^\circ$  erstreben. Liegen sie also ursprünglich über  $45^\circ$ , so werden sie bei der Kontraktion



der Muskelspirale kleiner, liegen sie aber unter  $45^\circ$ , so werden sie bei Kontraktion der Muskelspiralen größer. Der Grenzwert wird also von oben und unten erreicht. Diese Tatsache ist darauf zurückzuführen, daß die Winkelveränderung abhängig ist von dem Wert  $\sin 2\alpha$ . Liegt der Winkel  $\alpha$  unter  $45^\circ$ , so beträgt der Winkel  $2\alpha$  weniger als  $90^\circ$ , liegt der Winkel  $\alpha$  aber über  $45^\circ$ , so beträgt der Winkel  $2\alpha$  mehr als  $90^\circ$ . Nun ist aber der Sinus  $90^\circ = 1$  der Maximalwert, der überhaupt erreicht werden kann. Er ist zugleich dem ersten und zweiten Quadrat zugeordnet. Der Sinus eines spitzen Winkels wächst mit der Winkelvergrößerung, der Sinus eines stumpfen Winkels wird aber mit der Winkelverkleinerung größer.

Bei einem gegebenen Faservolumen<sup>1</sup> läßt sich der Steigungswinkel direkt als eine Funktion der veränderlichen Faserdicke ausdrücken, da aber hierbei gegenüber dem vorigen Abschnitt keine grundsätzlich neuen Erkenntnisse gefunden, sondern diese nur noch genauer bestimmt werden, erfolgt die Ableitung nur noch in mathematischer Form, ohne in Einzelheiten gehenden Text:

$d$  = Faserdicke (Durchmesser der Faser)

$n$  = Faserzahl

$u_3$  = Länge der Faser

$u_1$  = Faserzahl ( $n$ ) mal Faserdicke ( $d$ )

$V$  = Volumen der Faser

$\alpha$  = Steigungswinkel der Fasern

$$V = \frac{d^2 \cdot \pi}{4} \cdot u_3$$

$$u_3 = \frac{4V}{\pi d^2}$$

$$u_1 = n \cdot d \left\{ \begin{array}{l} u_1 \\ u_3 \end{array} \right. = \frac{\pi \cdot n \cdot d^3}{4V} = \frac{\sin 2\alpha}{2}$$

Da der Wert  $\frac{n \cdot \pi}{V 4}$  aber nicht verändert wird, können wir auch sagen:

$$\frac{n \cdot \pi}{V 4} = \text{konstant} = c.$$

Es ist also:  $\sin 2\alpha = 2 c d^3$ .

<sup>1</sup> Die Ansicht, daß das Volumen der Faser bei der Kontraktion konstant bleibt, wird nicht von allen Physiologen vertreten. Selbst bei dieser Annahme wäre der Fehler in den folgenden Ableitungen so gering, daß der Verlauf der Kurven, die sich aus den weiteren Bearbeitungen ergeben, nicht wesentlich beeinflusst würde.

Ebenso läßt sich die Veränderung des Steigungswinkels durch die Faserlänge ( $u_3$ ) definieren:

$$\begin{aligned}
 u_3 &= \frac{4V}{\pi d^2} \\
 u_n &= n d \\
 d &= \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot u_3}} \\
 u_1 &= n \sqrt{\frac{4V}{u_3 \cdot \pi}} \\
 \sin 2\alpha &= \frac{2u_1}{u_3} = 2n \cdot \sqrt{\frac{4V}{\pi \cdot u_3}} \cdot \frac{1}{u_3} = 4n \underbrace{\sqrt{\frac{V}{\pi}}}_{k} \cdot \frac{1}{u_3^{3/2}} \\
 \sin^2 2\alpha &= \frac{k^2}{u_3^3}.
 \end{aligned}$$

Die mathematisch bewiesene Änderung der Steigungswinkel, die mit der Kontraktion muskulöser Spiralsysteme einhergeht, wird auch tatsächlich experimentell beobachtet. Für den Ductus deferens, bei dem die Mehrzahl der Steigungswinkel über  $45^\circ$  liegt, wurde der Nachweis von Goerttler erbracht. Für die Arterie wurden entsprechende Untersuchungen, auf die später eingegangen wird, im Rahmen dieser Arbeit ausgeführt (siehe auch Abb. 15 a und b). Es soll jedoch schon jetzt herausgestellt werden, daß bei der Arterie die Steigungswinkel in ihrer Mehrzahl unter  $45^\circ$  liegen. Schon das histologische Querschnittsbild weist auf diese Tatsache hin. Nur ein Spiralsystem mit geringen Steigungswinkeln kann bei einer derartigen Schnittführung den Eindruck einer Ringmuskulatur erwecken.

Für alle aktiven Formänderungen der Wand ist die soeben beschriebene Änderung der Steigungswinkel ausschlaggebend.

Diese Formänderungen lassen sich einerseits mit Hilfe der oben genannten Formeln berechnen, andererseits experimentell messend erfassen. Arterie und Ductus deferens sollen auch hierbei vergleichend gegenübergestellt werden. Durch die Berechnung kommt die Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck, die sich hinter den experimentellen Fakten verbirgt; umgekehrt wird durch die experimentellen Ergebnisse die reale Deutung der Berechnungen als richtig bestätigt. Goerttler stellte experimentell fest, daß die Kontraktion der Muskulatur des Samenleiters neben einer Lumenerweiterung eine bedeutende Verkürzung des Gesamtorgans hervorruft. Unter Anwendung einer ähnlichen Versuchsanordnung wies

Häusler an Mesenterialarterien des Rindes nach, daß die mit der Kontraktion der Muskulatur einhergehende Einengung des Lumens mit einer Verlängerung des herausgeschnittenen Arterienröhres verbunden ist.

Ductus deferens und Arterie verhalten sich also alternierend. Neben der Art der Veränderung (Zunahme oder Abnahme) unterscheiden sie sich aber außerdem noch im Ausmaß der sich jeweils entsprechenden Formveränderungen.

Während, wie Goerttler nachweisen konnte, die Längenänderungen für die Funktion des Samenleiters von großer Wichtigkeit sind, würden sich derartige aktive Längenveränderungen vor allem in den gleichen Proportionen bei den Arterien im allgemeinen nur nachteilig auswirken. Es käme zu Zerrungen an Abgabe- und Verzweigungsstellen. Vom haemodynamischen Gesichtspunkt aus sind in erster Linie die Querschnittsveränderungen und die Veränderung der Wandspannung bedeutungsvoll.

Die Häuslerschen Kurven (die Aufzeichnungen geschahen durch einen Hebelschreiber) und eigene Untersuchungen zeigen nun deutlich, daß die aktiven Längenveränderungen der Arterie im Vergleich mit denjenigen des Ductus deferens nur relativ gering sind.

Bedenkt man ferner, daß die Arterien in vivo bereits in einem gewissen Spannungszustand sind — die herausgeschnittenen Arterien sind ja kürzer als die Arterien in situ —, so braucht sich eine derartige geringe Längenveränderung realiter gar nicht als eine solche auszuwirken, sondern sie wird praktisch nur zu einer gewissen geringen Verstärkung oder Abschwächung dieser Longitudinalspannung führen, die im übrigen vom Blutdruck, der Gefäßweite und anderen Faktoren abhängig ist. Cum grano salis kann man somit folgenden Schluß ziehen: die funktionelle Struktur der Arterienwand muß so beschaffen sein, daß es bei einer Querschnittsveränderung nicht gleichzeitig zu einer wesentlichen Längenveränderung kommen muß. Hier zeigen sich also bei einem Vergleich mit dem Ductus deferens wesentliche Unterschiede.

Die Untersuchungsergebnisse Häuslers deuten aber auch noch darauf hin, daß der Muskelzylinder der Arterien nicht einfach aus übereinandergesetzten Ringmuskeln aufgebaut sein kann. Die Kontraktion eines Muskelringes führt nicht nur zu einer Reduzierung seines Umfanges, die man als Verkürzung der Muskelänge bezeichnen kann, sondern gleichzeitig auch zu einer Ver-

änderung in den beiden anderen Dimensionen des Raumes, in einer Zunahme der Wanddicke und in einer Zunahme der Ringhöhe. Wäre das Arterienrohr aus lauter aufeinandergesetzten Ringen gebaut, die sich nicht übereinanderwegschieben können, dann würde die Veränderung der Rohrlänge in denselben Proportionen erfolgen, wie die Veränderung in der Höhe des Einzelringes. Das ist aber nicht der Fall, wie die von Häusler gefundenen Zahlenwerte zeigen und wie sich aus ihnen berechnen läßt. Eine Aussage über den wirklichen Wandaufbau auf Grund dieser Feststellung ist natürlich nicht möglich.

Wenn bisher auf die Bedeutung der unterschiedlichen Längenänderungen bei Arterie und Ductus deferens hingewiesen wurde, so wurden die Längenveränderungen selbst hierbei als Facta hingenommen. Gehen wir jedoch von dem bereits erläuterten Verhalten der Steigungswinkel aus, so kann eine einfache Überlegung die Experimente ergänzen. Beim ductus deferens wird bei der Kontraktion der Muskulatur der Steigungswinkel der Muskelfasern kleiner. Gleichzeitig verkürzen sich die Fasern. Beide Vorgänge verlaufen parallel und synergistisch. Die Folge ist eine starke Verkürzung des Organs. Bei der Arterie dagegen werden die Steigungswinkel bei der Kontraktion der Muskelfasern größer, während sich die Fasern selbst dagegen verkürzen. Beide Vorgänge verlaufen antagonistisch. Die Folge ist eine relativ geringe Längenänderung. Das Überwiegen der verlängernden Komponente kann allerdings ohne Berechnung nicht erkannt werden. Die Ableitung ist mit Hilfe einfacher goniometrischer Funktionen aus den oben entwickelten Formeln möglich. Eine komplizierte mathematische Formel ist in ihrer allgemeinen Ausdrucksweise ohne numerische Interpretation der unmittelbaren Vorstellung nur schwer zugänglich. Aus diesem Grunde sollen die Ergebnisse der Ableitung in Form einer Kurve (Abb. 3) dargestellt werden. Die Kurve zeigt eine weitgehende Übereinstimmung zwischen Experiment und Berechnung. In diesem Zusammenhang soll noch als Ergänzung hinzugefügt werden, daß auch hinsichtlich der Lumenveränderung Beobachtung und Berechnung das gleiche Resultat aufweisen.

Wenn Häusler in Erweiterung seiner Untersuchungen aus den Arterien Schraubengänge herauschnitt, so ergaben sich nach Adrenalineinwirkung in den meisten Fällen Unterschiede im Ausmaß der Kontraktion, die davon abhängig waren, ob die Schnittführung rechts- oder linksgängig erfolgt war. Entweder waren die



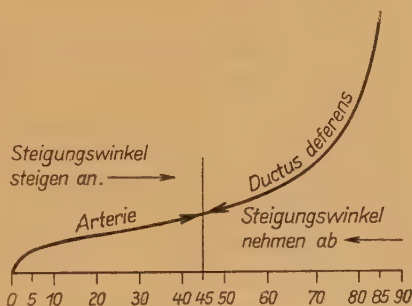
Verkürzungen bei der Rechts- oder Linksschraube größer oder es zeigten sich in beiden Fällen ungefähr gleichgroße Exkursionen. Eine feste Regel ließ sich aus den erhobenen Befunden jedoch nicht aufstellen. Häusler zog aus seinen Untersuchungen den Schluß, daß die Muskulatur der Arterien spiralig angeordnet sei, und zwar sollten die Spiralen den wechselnden experimentellen Ergebnissen entsprechend entweder rechts- oder linksgängig verlaufen, oder es sollte sich um ein Maschenwerk sich kreuzender Spiralen handeln. Es ist selbstverständlich, daß pharmakologische Untersuchungen allein (darüber ist sich auch Häusler im klaren) keine endgültigen Aussagen über ein in seinem Wesen morphologisches Problem machen können. Aus diesem Grunde soll die Stellungnahme zu diesen Versuchen Häuslers erst später erfolgen.

Abb. 3. Die Kurve zeigt die Längenveränderung muskulöser Hohlorgane bei der Kontraktion ihrer Muskulatur

Links: Arterie: Geringe Längenzunahme des Organs in axialer Richtung.

Rechts: Duct. deferens: Starke Längenabnahme des Organs in axialer Richtung.

Die Pfeilspitzen zeigen die Änderung der Steigungswinkel an



Die mehr theoretischen Ergebnisse Häuslers wurden nun in der folgenden Zeit durch die bereits erwähnten morphologischen Untersuchungen von Schultze-Jena ergänzt, der zu der Auffassung kommt, daß die Media der Arterien des muskulösen Typs eine Muskelschraube mit ganz geringen Steigungswinkeln darstellt. An der äußeren Oberfläche der Arterie strahlen, wie weiter festgestellt werden konnte, zahlreiche Muskelfasern in das längsgestellte elastische Gerüst der Adventitia ein, um sich hier mit elastischen Sehnen zu verankern. Die äußere kollagene Adventitia-faserung dagegen bildet Schraubenzüge, die sich kreuzen und deren Steigungswinkel bei der Längsdehnung größer wird. Nach Schultze-Jena soll der Windungssinn der Muskelschraube auf der rechten und linken Körperhälfte stets verschieden sein. Der Windungssinn habe jedoch mit der Funktion nichts zu tun, er wird entwicklungsgeschichtlich erklärt.

Schultze-Jena ging bei seinen Untersuchungen so vor, daß er die Adventitia der Gefäße unter Lupenpräparation ablöste. Der Arbeit von Schultze-Jena sind Fotos beigelegt, die derartig vorbehandelte Arterien in seitlicher Ansicht zeigen. Diese Abbildungen sowie eigene Präparate lassen an dem ungefähr zirkulären Verlauf der Gewebselemente in der freigelegten Schicht erkennen, daß die Media des Gefäßes freigelegt wurde. Es handelt sich auf Grund unserer Feststellungen um Muskelfasern, die massenmäßig in der Media bei weitem überwiegen. Bei zunächst orientierender Betrachtung fällt eine unterschiedliche Bündelung der Muskelfasern auf, die dadurch zustande kommt, daß die einzelnen Unterteilungen der Schicht verschiedene Durchmesser haben. Die so gebildeten Bündel verlaufen ungefähr quer zur Längsachse des Gefäßes. Die Abbildungen und die Präparate zeigen weiter, daß die Kontinuitätstrennung zwischen den einzelnen Bündeln nirgends vollständig ist, sondern daß es sich um Spaltbildungen verschiedener Längen handelt, deren Längsachse ebenfalls ungefähr senkrecht zur Längsachse des Gefäßes steht. An den Enden des Spaltes, dort, wo also ein spitzer Winkel gebildet wird, verlaufen die Muskelbündel in einem strengen Sinn niemals gerade, sondern aufeinander zu, vereinigen sich, um sich dann erneut aufzuteilen, wobei wiederum Bündel gebildet werden, die in ihrer Länge und Dicke durchaus nicht gleichförmig zu sein brauchen, sondern meistens sogar in bezug auf diese Eigenschaften divergieren. Wenn auch, wie eben gesagt wurde, der Durchmesser der Bündel unterschiedlich ist, so scheint es sich doch wenigstens dem Ansehen nach um Strukturelemente gleicher Größenordnung zu handeln, wenn feine Bälkchen, die sich ebenfalls spitzwinklig von Bündel zu Bündel ziehen, unberücksichtigt bleiben. Was nun die Spaltbildungen betrifft, so zeigt die Präparation, daß auch nach Entfernung der Adventitia der Längszug der *Elastica interna* vollständig ausreicht, um das Gefüge der Media zusammenzuhalten. Die Spaltbildungen sind also kein Artefakte, die durch Längsüberdehnung zustande gekommen wären, sondern sie sind durch bindegewebige Zwischensepten bedingt, zum Teil aber auch so entstanden, daß bei der Präparation einige Muskelbündel herausgelöst wurden. In beiden Fällen können aber, und das ist zunächst das Wesentliche, gleichlautende Angaben über die Anordnung der Muskulatur in dieser Schicht gemacht werden. Es finden sich nach unserer Ansicht keine Anzeichen, die darauf hinweisen, daß ein

bestimmter einseitiger Richtungsverlauf, wie es bei einem bestimmten Wicklungssinn erforderlich wäre, eingehalten wird; im Gegenteil, wenn die Muskulatur der Arterie spiralig angeordnet ist, so spricht der Befund für ein zusammenhängendes System aus links- und rechtsgängigen Spiralen. Es ist zu erwarten, wie sich auch bei Lupenpräparation feststellen läßt, daß an Überkreuzungsstellen dieses Systems kleine Muskelstränge abgezweigt werden, also das eine Bündel verlassen, um sich einem anderen anzuschließen. Auch gegenseitige Umschlingungen konnten wir hierbei mehrfach beobachten. Nach der bisherigen Beschreibung können die Steigungswinkel der Muskelspirale natürlich nur gering sein. Es muß aber einschränkend gesagt werden: in dieser Schicht und in dem Kontraktionszustand des Rohres, in dem das Präparat angefertigt wurde, denn die Untersuchungen Goerttlers zeigen ja, daß die Steigungswinkel mit dem wechselnden funktionellen Verhalten geändert werden.

Nachdem die Adventitia, wie beschrieben, entfernt war, zog Schultze-Jena die Media der Länge nach auf einem Glasstab auseinander. Man muß manchmal „diesem Prozeß mit einer Nadel etwas nachhelfen, um die Intima zu zerstören“. Es kommt dann der schraubige Verlauf der Muskelfasern sehr gut zum Vorschein (Abb. 3 Schultze-Jena). Soweit stimmen unsere Untersuchungen mit den Ergebnissen Schultze-Jenas überein. An unserem Untersuchungsmaterial konnten wir aber nicht bestätigen, daß der einseitige Windungssinn der Muskelschrauben anatomisch präformiert ist. Die Art der angewendeten Präparation bringt es vielmehr mit sich, daß allerdings der Richtungsverlauf der so gebildeten Spiralen einseitig sein muß. Die Rechts- oder Linksgängigkeit selbst ist aber entweder zufällig oder sie kann von dem Präparator willkürlich bestimmt werden. Entscheidend ist der initiale Einriß. Für die Richtigkeit unserer Deutung werden später Beweise erbracht, zunächst soll erklärt werden, wie das Phänomen des einseitigen Richtungsverlaufes zustande kommt. Es muß hierbei von der bereits angedeuteten Tatsache ausgegangen werden, daß die Muskulatur aus Spiralen besteht, die teils im Sinne des Uhrzeigers, teils entgegengesetzt gewunden sind. Eine Spirale kann nun noch in ihrem Verlauf den Steigungswinkel ändern. Sie kann hierbei steiler und flacher werden. Im einfachsten Fall können die Steigungswinkel auch konstant bleiben. In der Schicht, die nach dem präparativen Vorgehen von Schultze-Jena frei-

gelegt wird, und auch in tieferen Schichten sind diese Winkel, wenn man sie untereinander vergleicht, in ihrer Mehrzahl auch gleich groß. Wir können daher zunächst den zuletzt genannten einfacheren Fall näher betrachten. Denken wir uns ein Rohr aus sich kreuzenden links- und rechtsgängigen Spiralen achsenparallel aufgeschnitten und den Mantel auf einer Ebene ausgebreitet, so entsteht ein Gitterwerk, das an ein einfaches Textilgewebe erinnert.

Zerzt man an einem derartigen Gewebe, so erfolgt zunächst ein Einriß an der schwächsten Stelle. Bei einem weiteren Durchriß kommt es dann infolge der sich scherenden Kräfte zu einem einseitigen Richtungsverlauf. Man macht sich ja diese Eigenschaft zunutze, indem man die bei einer Trennung gewünschte Richtung durch einen initialen Scherschlag bestimmt. Bei einem Tuch, das ohne Naht zu einem Rohr zusammengefügt wäre, und bei dem die überkreuzenden Fäden schräg zur Rohrachse stehen, käme es durch Längsdehnung an den Rohrenden nach einem Einriß zur Bildung einer Spirale, deren Richtung links- oder rechtsgängig wäre, je nachdem, wo sich innerhalb des Gewebes ein *locus minoris resistentiae* befindet, oder wie man etwa „mit einer Nadel nachhelfen würde“. Durch dieses von Schultze-Jena übernommene Nachhelfen mit der Nadel konnten wir Präparate herstellen, die z. B. oben links-, unten aber rechtsgewunden sind.

In diesem Zusammenhang muß auch erwähnt werden, daß Schultze-Jena zwar angibt, daß bei ein- und demselben Individuum der Windungssinn der Spirale auf der rechten und linken Seite immer verschieden sei, daß er aber bei einem Vergleich verschiedener Personen Unterschiede gesehen hat. So fand er bei 17 Untersuchungen an Arterien des rechten Armes gegen den Uhrzeiger aufsteigend 5, im Uhrzeigersinn aufsteigend 12 Spiralsysteme. Wie diese Unterschiede zustandekommen, ist schwer zu erklären, wenn ein entwicklungsgeschichtliches Prinzip zugrundeliegen sollte, das einerseits das Gesetz der linken und rechten Körperhälften streng befolgt, andererseits aber derartige Variationen zuläßt.

Eine Untersuchung im Makro-Mikrobereich muß noch durch histologische Untersuchungen ergänzt werden. Hierbei ergibt gerade die Präparation in der zuerst genannten Dimension einen Hinweis, wie die Schnittrichtung für die mikroskopische Untersuchung zu erfolgen hat, um „systemgerecht“ (Goerttler) zu



sein. Aus diesem Grunde wurde von uns ein Stück der präparierten Spiralen in Flachschnitten untersucht.

Auf diesen Schnitten ist eindeutig zu erkennen, daß die Verlaufsrichtung der Fasern nicht überall mit der Richtung des Spiralzuges parallel geht; zwar gibt es derartige Stellen, jedoch wird das histologische Bild durch eine andere Anordnung beherrscht. Es zeigt ein System von sich überkreuzenden Fasern mit einer Fransenbildung an den Rändern, dort nämlich, wo die Fasern abgerissen sind, weil ihre Verlaufsrichtung nicht mit der der herauspräparierten Spirale korrespondiert, sondern dieser entgegengesetzt ist. Am Rande des Schnittes zeigt sich also im Prinzip das gleiche Bild, das auch in der Schnittmitte beobachtet wird.

Um den Strukturverhältnissen näherzukommen, wandten wir noch weitere Untersuchungsverfahren an, besonders weil beim Vorgehen nach der Methode von Schultze-Jena auffiel, was auch bereits von diesem beschrieben wurde, daß beim Abziehen der Adventitia immer ein Teil der Media mitgenommen wurde. Es zeigen sich sogar Unterschiede, ob man frisches oder fixiertes Material benutzt, indem nämlich im letztgenannten Fall die Entfernung der Adventitia leichter möglich ist. Das soll sagen, daß hierbei weniger Mediamuskulatur mitentfernt wird. Jedenfalls gelingt es nur bei einer fixierten Arterie, die Adventitia „wie einen Strumpf abzustreifen“.

Bei der Präparation versuchten wir darum so vorzugehen, daß wir uns durch die Adventitia an die Media heranarbeiteten, ohne die Adventitia in ihrer Gesamtheit zu entfernen.

Während somit der manuelle Hergang der Präparation an sich von vornherein gegeben war, machte die Vorbehandlung des Materials große Schwierigkeiten. Die Abgrenzung der verschiedenen Gewebselemente in der Grenzschicht zwischen Adventitia und Media, bei der das Bindegewebe teilweise entfernt werden muß, um zu einer Übersicht zu gelangen, andererseits aber teilweise erhalten bleiben muß, um wichtige Zusammenhänge nicht zu zerstören, gelang bei frischen und formfixierten Arterien nicht. Hier trat jedoch eine Änderung auf, wenn die formfixierten Arterien mit Alkohol durchtränkt wurden. Der Alkohol verdunstet relativ schnell, wobei der Grad der Verdunstung wesentlich von den Oberflächenverhältnissen abhängt. Diese sind im „lockeren“ Bindegewebe anders als in der mehr „kompakten“ Muskulatur. Das Bindegewebe trocknet schneller aus, es ist somit eine eindeutige Differenzierungsmöglichkeit gegeben. Natürlich muß so vorgegangen werden, daß es nur zu einer partiellen Verdunstung in der Schicht kommt, in der gerade präpariert wird, was leicht gelingt, wenn man das Präparat

immer wieder in Alkohol eintaucht. Bei der Präparation selbst wurde darauf geachtet, daß sich die Muskelbündel zwar abgrenzten, daß die einzelnen Bündel aber möglichst in situ erhalten blieben.

Das so vorbereitete Präparat war nun durchaus nicht eindrucksvoll, im Gegenteil, bei jeder erneuten Durchtränkung wurde die Struktur immer wieder verwischt. Wurde die Arterie dann aber in Chromsäure überführt und nach der Semperschen Methode weiterverarbeitet, so wurde schließlich ein Trockenpräparat gewonnen, das den erwünschten Aufschluß brachte. Es läßt die einzelnen Faserbündel genau erkennen. Die Muskulatur unterscheidet sich deutlich von dem Bindegewebe der Adventitia durch ihre dunkleren Farben und durch ihre mehr kompakte Konsistenz (Abb. 4 a und b). Das Präparat zeigt, daß die Längsmuskulatur der Adventitia in die Mediamuskulatur übergeht. Die „Längsfasern“, die streng genommen nicht ganz genau senkrecht verlaufen, sondern in geringem Grade gegeneinander geneigt sind und ein Gitter mit längsgestellten Maschen bilden (Abb. 4 a links und 4 b rechts), ändern im Grenzbereich zwischen Adventitia und Media deutlich ihre Steigungswinkel, werden flach und nehmen jetzt einen mehr zirkulären Verlauf. Auch hierbei kommt es zu Überkreuzungen, so daß jetzt ein Maschenwerk gebildet wird, das quer fast senkrecht zur Gefäßachse steht. Es handelt sich also um links- und rechtsgewundene Spiralzüge, die außen steil, dann aber flach verlaufen, um schließlich am Übergang zur Intima hin — das soll jetzt schon ergänzt werden — erneut umzubiegen. Hier zeigen die Spiralen wiederum einen Steilverlauf, der aber an Semperpräparaten nur schlecht demonstriert werden kann.

Der einzelne Spiralzug mit seinen typischen Streckenabschnitten erinnert trotz der sonstigen Bauunterschiede an die Anordnung der Muskulatur beim Duct. deferens.

Während jedoch beim Samenleiter schon auf dem histologischen Querschnittsbild eine deutliche Dreischichtung der Muskulatur zu erkennen ist, die den einzelnen Strecken der Spiralzüge entspricht, ist eine derartige Unterteilung auf den Querschnittsbildern der Arterien meist nicht zu beobachten. Die längsverlaufenden Faserstrecken liegen also verstreut innerhalb der Wandmuskulatur. Immerhin werden quergeschnittene Muskellängszüge auch bei Arterien, bei manchen sogar schichtweise, gefunden. Goerttler zeigte jedoch schon am Ductus deferens, daß das Fehlen einer Schicht auf dem Querschnittsbild (z. B. am testikulären Ende) nicht

gegen die prinzipielle Verlaufsweise der Muskulatur zu sprechen braucht. Die Masse des Muskelgewebes in den verschiedenen Schichten gibt keinen direkten Hinweis für das zugrundeliegende Bauprinzip. Diese Tatsache kann schon an den vorliegenden Semperpräparaten der Arterien nachgewiesen werden. Betrachtet



Abb. 4 a



Abb. 4 b

Abb. 4 a u. b: (ungef. 10fache Vergr.) Semperpräparate von Mesenterialarterien des Rindes. Die Muskulatur hat durch die Chromierung eine dunkle Farbe angenommen. Das Bindegewebe zeigt einen hellen, fast weißen Farbton. Die längsgestellten Faserstrecken der Muskulatur, die zum größten Teil in der Adventitia verlaufen und hier ein Gitter mit längsgestellten Maschen bilden, ändern beim Übergang in die Media ihre Steigungswinkel, biegen in die Ringschicht um und bilden ein Gitterwerk mit quergestellten Maschen. (Nähere Einzelheiten s. Text)

man die Muskulatur eines derartigen Präparates, so ist deutlich zu erkennen, daß von ein und demselben Längszug zahlreiche Querszüge fächerförmig abstrahlen, die dann durch Abspaltungen ein Stück weit flächenhaft zusammenbleiben, aber schließlich immer weiter nach innen ziehen. (Siehe auch Abb. 7 a und b.)

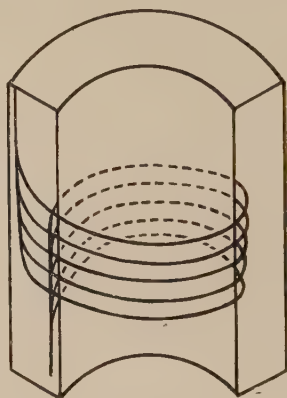
An der spiraligen Struktur wird hierbei grundsätzlich nichts geändert.

Geht man von irgendeiner Muskelfaser der „Ringschicht“ aus und verfolgt sie nach außen und lumenwärts, so stellt der Gesamt-

verlauf einer derartigen Linie immer eine Spirale dar, wenn auch die steilen Endstücke außen und innen für viele Ringfasern gemeinsam sind (Abb. 5).

Diese Endstücke verankern sich schließlich in den elastischen Netzen der *Elastica externa* bzw. *interna*. Das Semperpräparat zeigt aber auch noch, daß nicht alle steil verlaufenden Abschnitte außerhalb der „Ringschicht“ liegen, es werden auch vereinzelt solche Bündel mit einem hohen Steigungswinkel beobachtet, welche die Schicht der mehr zirkulären Abschnitte schräg durchsetzen, und die erst in der Tiefe der *Media* flach werden, um sich dann wie die übrigen Fasern dieser Schicht zu verhalten, kurz, es werden auch wie beim *Ductus deferens* „Längsfasern“ in der „Ringmuskulatur“ gefunden.

Abb. 5. Von den steilgestellten äußeren und inneren Endstücken strahlen viele Zirkulärzüge fächerförmig ab. Geht man von irgendeiner Faser der Ringschicht aus und verfolgt sie nach außen und innen, so bildet die Raumkurve in ihrem Gesamtverlauf eine Spirale mit den typischen Streckenabschnitten



Genau wie beim Samenleiter stellen die Faserbündel nicht die letzte Größenordnung dar, in der die Struktur zum Ausdruck kommt. Jede Hauptfaser gibt, wie bereits beschrieben, nacheinander Nebenfasern ab, ehe sie mit ihren letzten Fasern in die Ringschicht übergeht. Aber auch von diesen Elementen zweiter Größenordnung werden wieder Züge dritter Größenordnung abgezweigt, mit denen man dann in das mikroskopische Gebiet kommt. Diese Tatsache läßt den Gedanken aufkommen, daß zwar die Präparation, die bei der Herstellung des Semperpräparates vorgenommen wurde, den richtigen Verlauf der Spiralzüge darstellt, daß aber die herauspräparierten Bündel selbst nicht anatomisch präformiert zu sein brauchen. Die Präparation wäre dann in diesem Sinne als eine Art erweiterter Spaltlinienmethode aufzufassen. Anders ausgedrückt: Die Muskelschicht läßt sich zwar in Bündel auflösen, die Dicke der Bündel könnte aber von der Präparation abhängen. Hier liegt ein



Problem vor, mit dem sich jeder auseinandersetzen muß, der im Makro-Mikrobereich präpariert. Morphologisch präformierte Gebilde, die dieser speziellen Größenordnung entsprechen, lassen sich oft nur schwer abgrenzen gegen solche, die teilweise präparatorisch bedingt sind. Histologische Schnitte können und müssen sogar zur Ergänzung herangezogen werden, aber auch sie vermitteln nicht immer die gewünschte Auskunft. Aus diesem Grunde wurde

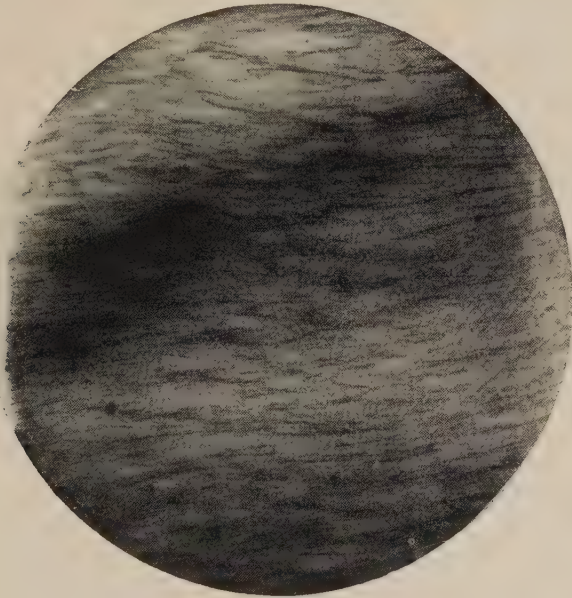


Abb. 6. (Vergr. 20fach) Arterienwand längs, Gefäßachse vertikal. Die Adventitia und adventitia-nahe Media wurden durch Rasiermesserflachschnitt abgetrennt und entfernt. Das Präparat wurde nach vorausgegangener Chromierung aufgehellt. Die Struktur der Wand ist trotz der Aufhellung deutlich erkennbar. Die Anordnung der gröberen und feineren Bindegewebsschichten läßt die Verlaufsrichtung der Muskulatur erkennen. Das Bild zeigt ein sich überkreuzendes Fasersystem, durch das die gröbere und feinere Bündelung der Muskulatur zum Ausdruck kommt. Wird das Struktur-bild der Mantelform des Gefäßes entsprechend ins Räumliche übertragen, so ist offensichtlich, daß die Faserung ein System sich kreuzender Spiralen bildet.

Rechts: In die Zirkulärschicht einstrahlende „Längsfasern“ der Muskulatur.

Unten: Durch die Muskelschicht hindurchscheinende Längsfasern der Elastica int

noch ein dritter Weg gewählt. Hierzu wurde ein ungefähr 1 mm dickes Gewebsstück aus der Mitte der Arterienwand herausgeschnitten und manuell nicht weiter bearbeitet, um die Gewebskontinuität nicht zu zerstören. Das Präparat wurde in 1% Chromsäure gebracht, über die Alkoholreihe in Wintergrünöl und Zedernholzöl überführt und schließlich auf einem Objektträger in Kanadabalsam eingeschlossen. Durch die Vorbehandlung mit

Chromsäure ist trotz der Aufhellung die Struktur der Wand deutlich zu erkennen <sup>1</sup> (Abb. 6). Sie zeigt, daß von einer Ringmuskulatur nicht die Rede sein kann. Außerdem ist festzustellen, in welcher Größenordnung die Muskelschicht unterteilt ist. Es kann eine Aussage über die Dicke der einzelnen Bündel gemacht werden. Daraus geht eindeutig hervor, daß die hergestellten Semperpräparate nicht als partielle Kunstprodukte aufzufassen sind, daß sie nicht nur das

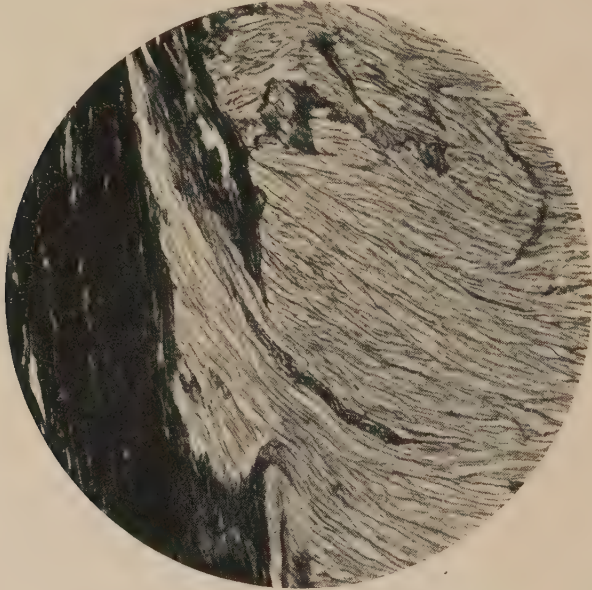


Abb. 7 a. Flachschnitt durch die Wand einer Mesenterialarterie innerhalb der Zone zwischen Adventitia und Media. Gefäßachse vertikal. Links ist die Adventitia noch getroffen. Die „Längsfasern“ der Muskulatur, die in der Adventitia verlaufen, biegen unter Verminderung ihrer Steigungswinkel in die Ringschicht um. Elastica — van Gieson. Vergr. 80fach

Prinzip der räumlichen Anordnung wiedergeben, sondern daß sie darüber hinaus den wirklichen morphologischen Verhältnissen genau entsprechen.

<sup>1</sup> Wie wir nachträglich erfahren haben, wird von Hochstetter eine Methode angegeben, die an einer heute nur schwer zugänglichen Stelle der Literatur veröffentlicht ist, die ebenfalls den Chromierungseffekt bei der Darstellung von Makropräparaten ausnutzt, im übrigen sich aber wesentlich anders gestaltet. Hochstetter teilt mit, daß die nach seiner Methode behandelten Objekte, die allerdings nicht aufgehellt wurden, eine Menge von Einzelheiten erkennen lassen, die an noch nicht chromierten Präparaten kaum wahrnehmbar waren. Wir konnten für die nach unserer Methode behandelten Präparate die gleiche Feststellung machen.

Die histologischen Kontrolluntersuchungen bestätigen im wesentlichen den bereits beschriebenen Befund. Auf Flachschnitten kann nachgewiesen werden, daß auch an der Grenze zur Intima hin der Richtungsverlauf in der Muskelspirale abgeändert wird. Die flachen Abschnitte gehen auch hier durch Änderung der Steigungswinkel in steile Endstücke über (Abb. 7b). Die innere Längsschicht ist aber wesentlich dünner als die äußere. Auch sind die

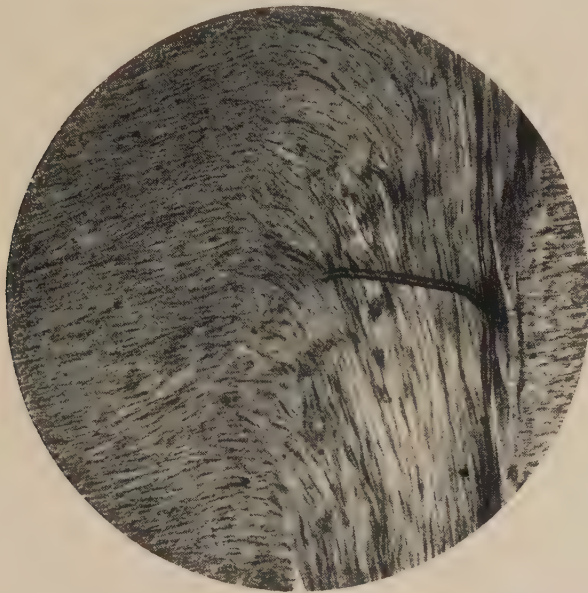


Abb. 7b. Flachschnitt durch die Wand einer Mesenterialarterie in der Zone zwischen Intima und Media. Gefäßachse vertikal. Die inneren Längsfasern biegen unter Verminderung ihrer Steigungswinkel in der Ringschicht um. Die Struktur der inneren Längsschicht ist aufgelockert, zwischen den einzelnen Muskelfasern finden sich reichlich bindegewebige Elemente. Am rechten Rand der längsverlaufenden Muskelzüge ist die *Elastica interna* angeschnitten, noch weiter rechts geht der Schnitt durch die Ringschicht der gegenüberliegenden Wand. *Elastica* — van Gieson. Vergr. 20fach

steil verlaufenden Abschnitte im allgemeinen viel kürzer als die, welche in der Peripherie des Gefäßes verlaufen. In der Abgabe von Nebenfasern und in ihrem sonstigen strukturellen Verhalten unterscheiden sich die innere und die äußere Schicht nicht voneinander.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die längsverlaufenden Faserstrecken mehr oder weniger zerstreut innerhalb der Wand verlaufen. Diese Anordnung ist verständlich, wenn man bedenkt, daß von einem Längszug zahlreiche Querszüge abstrahlen. Massenhaft müssen daher die zirkulären Abschnitte überwiegen, sie liegen dicht neben- und übereinandergepackt in der Media. Da die



längsverlaufenden Faserabschnitte zahlenmäßig geringer sind, müssen sie aus quantitativen Gründen weniger kompakt angeordnet sein. Auf Querschnittsbildern der von uns untersuchten Gefäße liegen längsverlaufende Faserstrecken zu einzelnen Bündeln zusammengefaßt zerstreut zwischen dem Bindegewebe der Adventitia. Semperpräparate und Flachschnitte (Abb. 7a) lassen gleichfalls diese Anordnung erkennen. Auch die inneren Endstücke sind durch reichlich vorhandenes Bindegewebe voneinander getrennt (Abb. 7b). Die Struktur ist hier jedoch mehr aufgelockert. Mit dem Wort „zerstreut“ ist der Themenstellung dieser Arbeit Genüge getan. „Zerstreut“ soll aber nicht „willkürlich“ heißen. Schon Schultze-Jena hat auf morphologische Besonderheiten hingewiesen, die in diesem Zusammenhang interessieren. Er fand innere Längsmuskeln gegenüber dem Abgang größerer Äste und bei Gelenkstrecken an der Konvexität des Verlaufes, er teilt ferner mit, daß alle Fasern dieser Längsmuskulatur schließlich in die Ringmuskulatur einbiegen. Der spiraloge Verlauf wird also nicht prinzipiell verändert, sondern zeigt eine Abwandlung, die den besonderen lokalen Anforderungen gerecht wird. Gerade die spiraloge Bauweise kann durch ihre Variationsmöglichkeit neben den allgemeinen hämodynamischen noch örtlich bedingte zusätzliche Aufgaben erfüllen. Diese Sonderaufgaben sind sicher noch zahlreicher und sie dürften nicht nur bei den verschiedenen Arterien sondern auch bei der gleichen Arterie von Verlaufsstrecke zu Verlaufsstrecke wechseln. Neben den inneren werden auch die äußeren längsverlaufenden Faserabschnitte ähnliche Variationen aufweisen und in ihrer Zahl, ihrer Länge und ihrer Anordnung um das Lumen je nach den besonderen Anforderungen verschieden sein. Wegen dieser Möglichkeiten wählten wir gerade verlaufende unverzweigte Gefäßstücke. (Bei Mesenterialarterien sind auch die geraden Strecken in Wirklichkeit immer etwas gebogen.) Die inneren und äußeren Endstücke des Spiralsystems lagen im großen und ganzen strahlig symmetrisch in der Wand. Bei der Beurteilung der Struktur ist ferner zu bedenken, daß die Untersuchungsobjekte immer in einem bestimmten Zustand fixiert werden. Es kommen dadurch gewissermaßen Momentbilder zur Untersuchung, und in einem anderen Funktionszustand kann auch der Befund anders sein.

Da die äußeren längsverlaufenden Faserstrecken häufig als einzelne Bündel angetroffen werden, ist das Bild ihrer Schicht oft un-



einheitlich und mannigfaltig. Es werden Bündel und Bündelgruppen gefunden, die im Sinne des Uhrzeigers in die Zirkulärschicht übergehen, während an einer anderen Stelle der Windungssinn gegen den Uhrzeiger gerichtet ist. Man darf sich bei der Beurteilung der Struktur nicht durch einen kleinen Bildausschnitt täuschen lassen. Die Abb. 7 stellt einen derartigen Ausschnitt dar. Auch bei der Beurteilung der Semperpräparate ist die genannte Eigentümlichkeit zu beachten. In der Zirkulärschicht sind die Verhältnisse anders. Hier zeigt sich der eigentliche Charakter der Struktur, das Bauprinzip wird nicht mehr verschleiert wie in der Schicht der gemeinsamen Endstücke. Die Befunde sind einheitlich. Die Spiralzüge überkreuzen sich, sie sind also teils rechts- und teils linksgewunden. Die Überkreuzungen sind auf der Abbildung des aufgehellten Präparates (Abb. 6) deutlich sichtbar und sie zeigen sich auf allen Flachschnitten, die durch die Media gelegt werden. Diese Flachschnitte unterscheiden sich nicht von Abbildungen, die zum Beispiel Horstmann veröffentlicht hat oder von den „Fischgrätenmustern“ von Hayeks, die dieser an Nabelarterien fand. (Vgl. auch unsere Abb. 15a und b.) Dieses Muster kommt nach v. Hayek dadurch zustande, „daß die Muskelfasern in Schichten angeordnet sind, in denen sie sich überkreuzen. Die einzelnen Fasern verlaufen im Sinne von Schneckenlinien, und zwar finden sich links- und rechtsgewundene Schneckenlinien in auf- und absteigender Richtung“. Die Überkreuzungen sind ein sicheres Zeichen dafür, daß sowohl solche Spiralen vorhanden sind, die im Uhrzeigersinn verlaufen, wie solche, die gegen ihn gewunden sind. Aufsteigende und absteigende Spiralen rufen aber, wie Goerttler festgestellt hat, das gleiche Überkreuzungsbild hervor. (Siehe Goerttler, „Ductus deferens“, Abb. 13.)

Die Frage, ob eine polare Struktur vorliegt oder nicht, kann durch Flachschnitt nicht entschieden werden. Es sind Spezialuntersuchungen erforderlich, wie sie Goerttler in seiner Arbeit über den Ductus deferens durchgeführt hat. Zur Analyse eines komplizierten räumlichen Gebildes, das zudem mit der Funktion eine Veränderung erfährt und dessen Einzelteile wie in der Arterienmedia dicht über- und nebeneinander gelagert sind, muß von einer schematischen Vorstellung ausgegangen werden, die dann durch entsprechende Untersuchungen entweder verifiziert oder widerlegt wird. Diese Vorstellung ist aber nicht willkürlich. Für die

Arterie werden wichtige Hinweise von Petersen und Goerttler gegeben.

Auf den Abb. 8 a, b und c, welche den Fragenkomplex der polaren Struktur erläutern, wurden die Fasern als Bänder dargestellt. Es sollen damit der räumliche Verlauf der einzelnen Fasern und zugleich ihre räumlichen Lageverhältnisse zueinander verdeutlicht werden. Schon Petersen schreibt, daß die Muskelschichten der Arterien bei der Dehnung aneinander vorbeigleiten und sich bei der Kontraktion wieder zusammenschieben. Er weist dabei darauf hin, daß diese Verschiebungen nur bei Einlagerung der Zellen in ein besonders gestaltetes Maschensystem möglich sind. Dieses Maschenwerk wird mit einem Gazestreifen verglichen, dessen eine Seite fixiert ist. Die der fixierten Seite gegenüberliegende freie Seite kann dann parallel zur Fixationslinie nach oben oder unten verschoben werden. In die Maschen des Gitterwerkes wären, um bei dem zweidimensionalen Bild zu bleiben, die Querschnitte der Muskelfasern einzuzeichnen. Eine Formänderung, wie sie eben beschrieben wurde, bewirkt also, daß die Fasern, die mehr der freien Seite zugekehrt sind, entweder höher oder tiefer zu liegen kommen als die Fasern, die näher zur fixierten Seite liegen. Alle Fasern werden aber in einem gleichen Sinne verlagert: Man kann den freien Rand des fixierten Gazestreifens nicht gleichzeitig nach oben und unten verschieben. Neben der bindegewebigen Führung muß also die verformende Kraft noch besonders gerichtet sein. Im Gegensatz zu dem Beispiel des Gazestreifens braucht die verformende Kraft bei der Arterie nicht außerhalb des Systems zu liegen. Die Kontraktion der Muskelspiralen selbst kann eine entsprechende Formänderung hervorrufen. Auch bei diesen Kontraktionsvorgängen muß die einheitliche Ausrichtung der Verschiebung gewahrt bleiben. Dem geordneten funktionellen Prinzip, das *cum grano salis* ein polares genannt werden kann, entspricht ein strukturelles Korrelat, das in der bandartigen Anordnung der Fasern zum Ausdruck kommt. Die Möglichkeiten dieser Anordnung werden gerade durch die genannten Abbildungen gegenübergestellt.

Die Goerttlerschen Untersuchungen über die polare Ausrichtung des Spiralsystems der Ductus deferens-Muskulatur ermöglichen gewisse Analogieschlüsse für die Arterien. Nach dem genannten Autor hat die polare Struktur des Ductus deferens ihren Sinn in der Funktion.

Das Bauprinzip bildet die anatomische Grundlage für die Ver-

kürzung des Organs, die nach einer Seite hin (blasenwärts) erfolgt. Diese Definition sagt mehr aus, als es zunächst scheint. Die polare Struktur macht nicht nur die soeben genannte Raumänderung in der axialen Richtung des Organs möglich, sondern sie bildet zugleich die Grundlage für eine sinnvolle Formänderung in den beiden anderen Dimensionen der Wand und bestimmt somit auch die Anordnung der bindegewebigen Verschiebeschichten. Das strukturelle Prinzip, das mit Polarität bezeichnet wurde, erfüllt alle Bedingungen, die das komplexe Geschehen des Funktionsablaufes erfordert. Bei den Arterien fehlt im allgemeinen die polare Ausrichtung der Formänderung in axialer Richtung. Unter diesem Gesichtspunkt ist die Funktion einfacher und einfacheres Bauprinzip könnte den Forderungen nach einem geordneten Funktionsablauf gerecht werden. Für diese Annahme finden sich morphologische Hinweise, auf die später eingegangen wird. Es drängt sich somit die Frage auf, wie weit ein einfacheres Bauprinzip von der polaren Struktur abweichen darf, ohne daß eine geordnete Funktion überhaupt unmöglich gemacht wird. Diese Fragestellung führte zu strukturanalytischen Untersuchungen, die im Folgenden wiedergegeben werden, und die zeigen, daß es zwischen der regellosen Anordnung von Spiralen in der Wand eines Rohres und der polaren Verlaufsweise noch eine Zwischenstufe gibt. Die Besonderheiten der polaren Anordnungsweise werden durch den Vergleich mit den einfacheren Systemen besonders anschaulich. Zugleich besteht die Möglichkeit zu einer strukturgenetischen Interpretation.

**Bauprinzip 1 (Abb. 8a):** Als „polar“ wird die Faserkonstruktion eines Rohres bezeichnet, wenn der Verlauf der sie aufbauenden Spiralzüge mindestens in zwei Dimensionen des Raumes ein identisches Verhalten zeigt. Zum Beispiel wenn alle Außenenden der die Wand eines Rohres durchsetzenden Spiralzüge auf der Rohrachse „höher“ (bzw. „tiefer“) liegen, wie deren innere Endigungen. Der räumliche Faserverlauf ist dann bei ihnen sowohl bezüglich der „Hochwerte“ (vertikale Dimension) wie auch bezüglich der Tiefwerte (radiäre Dimension) identisch. Die Rechts-Linkswerte können dabei variieren.

**Bauprinzip 2 (Abb. 8b):** Die von oben außen nach unten innen und die von oben innen nach unten außen ziehenden Fasern zeigen in einer Dimension des Raumes ein identisches Verhalten, sie weisen die gleiche Verdrillung auf. Die Fasern sind in der

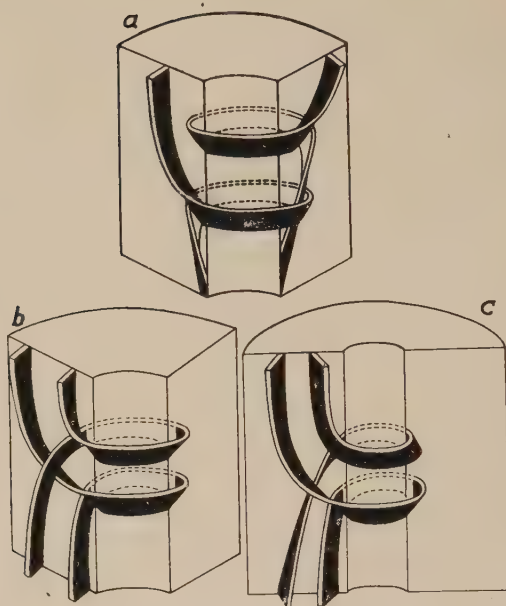


Abb. 8a. (Unter Verwendung eines Schemas von Goerttler). Beispiel einer polaren Anordnung. Die Faserbündel ziehen von außen-oben nach innen-unten. Die Torsionsrichtung, welche die Lage der Verschiebeschichten bestimmt, zeigt den gleichen Verlauf. (Nähere Erklärung s. Text)

Abb. 8b. Beispiel einer Anordnung von Faserbändern mit gleicher Verdrillung (durchlaufende Konstruktionseinheiten). Zur besseren Übersicht haben die Faserbündel nur einen Windungssinn (Rechtswindung). Der Windungssinn ist für das Konstruktionsprinzip belanglos, das Spiegelbild der Abbildung würde das gleiche System mit Linkswindungen zeigen. Die Faserbündel ziehen von außen oben nach unten-innen und von innen-oben nach außen-unten. Die Spiralzüge sind als Bänder dargestellt, damit der Verlauf der einzelnen Fasern und ihre räumlichen Lagebeziehungen zueinander verdeutlicht werden (nähere Erklärung s. Text!). Die Bänder zeigen in ihrem Verlauf eine Verdrillung, durch die zugleich die Lage der Verschiebeschichten angedeutet wird. Die Verdrillung ist trotz des unterschiedlichen Verlaufes der Spiralzüge einheitlich. Die zirkulären Abschnitte sind infolge der gleichsinnigen Torsion mit Fingerhüten vergleichbar, die ineinander geschoben sind (Polarität in der Zirkulärschicht). Die Außen- und Innenenden der Bänderzüge können zwanglos verbunden werden (durchlaufende Konstruktionseinheiten, nähere Erläuterungen s. Text)

Abb. 8c. Beispiel einer regellosen Verlaufsweise. Die Faserbündel verlaufen von oben-innen nach unten-außen und von unten-innen nach oben-außen. Die Verdrillung der Bänderzüge ist nicht einheitlich. Die zirkulären Spiralabschnitte sind daher mit Fingerhüten zu vergleichen, die mit ihren Öffnungen aufeinanderstehen. Die Außen- und Innenenden der Bänderzüge können nicht zwanglos aufeinandergesetzt werden, sie sind gegeneinander torquiert

„Zirkulärschicht“ polar angeordnet. Die Außen- und Innenenden der Faserbänder können infolge der gleichen Verdrillung zwanglos miteinander verbunden werden (durchlaufende Konstruktionseinheiten).

Bauprinzip 3 (Abb. 8c): Es lassen sich keine festen Regeln über die Anordnung der Spiralen aufstellen. Die einzelnen Spiralen verlaufen willkürlich: regellose Anordnung“. Wegen der contradictio in verbo sprechen wir besser von einer „regellosen“ Verlaufs-



weise. Es ist kaum anzunehmen, daß dem Bauprinzip 3 eine biologische Bedeutung zukommt, da eine geordnete Funktion ausgeschlossen wird. Das System würde sich bei einer Kontraktion „festfahren“.

„Durchlaufende Konstruktionseinheiten“ entstehen, wenn die äußeren oder inneren Enden (oder beide zusammen) von Spiralfasern, welche in einer Ebene angeordnet liegen — Uhrfederspiralen — auf der Spiralachse gleichzeitig nach beiden entgegengesetzten Richtungen verschoben werden, z. B. beim intussusceptionellen Wachstum eines von solchen Fasern umgebenen Rohres.

Eine polare Struktur entsteht, wenn ein einseitig gerichtetes Wachstum des Rohres erfolgt, so daß entweder nur die Innenenden oder nur die Außenenden der Uhrfederspiralen verschoben werden.

Bei der Untersuchung der Semperpräparate fanden sich Spiralzüge, die von außen oben nach unten innen und solche, die von außen unten nach oben innen verliefen. Diese Anordnung spricht nach den vorangestellten Definitionen an sich gegen eine echte polare Struktur; es scheint das Bauprinzip 2 vorzuliegen. Der Beweis ist aber noch nicht sicher erbracht. Es soll damit nicht ausgesagt werden, daß die Verhältnisse immer und überall gleich seien. Es ließe sich denken — und diese Annahme hat einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit — daß bestimmte Arterien in der Anordnung ihrer Muskulatur polar ausgerichtet sind. Von der Art. umbilicalis wissen wir das durch Untersuchungen von Goerttler sicher.

Die theoretischen Erwägungen über die Anordnung der Muskulatur in der Wand sind mehr als spekulativ. In der alternativen Gegenüberstellung der prinzipiellen Möglichkeiten wird die Problemstellung erfaßt und eingegrenzt. Inzwischen konnte die polare Anordnung der Muskulatur in der Zirkulärschicht bei dünnwandigen Arterien, die für derartige Untersuchungen am geeignetsten sind, auch experimentell nachgewiesen werden. Die Polarität ist auf Längsschnitten der Wand erkennbar, wenn das Gefäß in extremen Funktionszuständen untersucht wird, nur dann wird das Bauprinzip nicht verschleiert. Die Abb. 9 zeigt eine menschliche Arteria hepatica, die durch einen Laminariastift extrem gedehnt wurde. Die polare Anordnung der Muskulatur ist deutlich erkennbar. Bei der Kontraktion der Muskulatur stellen sich die Ver-

schiebeschichten um, sie stehen dann mehr senkrecht zur Achse des Gefäßes. Auch hierfür konnte der experimentelle Beweis erbracht werden. Diese Untersuchungsergebnisse sollen in einer weiteren Arbeit näher beschrieben werden, sie wurden darum hier nur angedeutet.

Nachdem einmal die Verlaufsweise der Muskulatur in der Arterienwand festgestellt war, konnten auch gewisse Einzelheiten an



Abb. 9. Längsschnitt durch die Wand einer menschlichen Arteria hepatica, die durch einen Laminariastift extrem quergedehnt wurde. Der radiäre Längsverlauf der Fasern ist polar orientiert. Links Adventitia, rechts Intima. Die Fasern durchsetzen die Wand von außen-unten nach innen-oben. Vgl. Van Gieson-Elastica, Vergr. 200fach

frischen und formfixierten Arterien wiedergefunden werden, ohne daß die Präparate einer bestimmten chemischen Behandlung unterworfen wurden. Um das Verhalten der Muskulatur bei passiven Längsdehnungen zu beobachten, wurde aus der Adventitia in der oben beschriebenen Weise ein kleines Fenster herauspräpariert und die Muskulatur der „Ringschicht“ mit ihren Übergängen in die längsverlaufenden Faserstrecken freigelegt. Man kann das Bild, das sich dann bietet, noch etwas deutlicher machen, wenn man die freigelegte Stelle mit verdünnter Tusche bestreicht, die sich dann in den Vertiefungen zwischen den Bündeln ansammelt.

Das Präparat wird zwar etwas verschmiert, ist aber kontrastreicher. Unter der Lupe konnte deutlich gesehen werden, wie der Durchmesser des Gesamtpräparates, was ja auch zu erwarten war, mit zunehmender Längsdehnung kleiner wurde. Die Muskelbündel, die durch das Fenster sichtbar waren, veränderten ihren Durchmesser nicht, sie änderten aber ihre räumlichen Beziehungen zueinander. Vor der Dehnung lagen die zirkulären Abschnitte der Faserzüge wie Branchen einer geschlossenen Schere streckenweise übereinander. Während des Längenzuges glitten sie wie die Branchen einer sich öffnenden Schere übereinander hinweg. Die Überkreuzungspunkte des Systems entsprachen hierbei dem Drehpunkt der Branchen, die Übergangsstellen zwischen Ring- und Längsfasern den Branchenenenden. Bleibt der Durchmesser der Muskelfasern trotz der Dehnung konstant, so muß das elastisch-muskulöse System so beschaffen sein, daß bei dieser Formänderung zwar die Elastizität der elastischen Fasern beansprucht wird, nicht aber die der Muskulatur. Dieser Erscheinung wurde näher nachgegangen und auch der Grund für das besondere Verhalten gefunden. Verfolgt man den Gang einer Spirale, so sieht man, daß der Übergang von den steil verlaufenden Anteilen des Zuges zu den flach verlaufenden Strecken unter Bildung eines Bogens<sup>1</sup> erfolgt. Wickelt man eine derartige Spirale in einer Ebene ab, so entsteht ihr Bild (siehe die stark ausgezogene Kurve auf Abb. 11).

Natürlich ist die Abbildung nicht ganz korrekt, weil die Spirale ja nicht auf einem Zylinder verläuft, sondern die Wand von außen nach innen durchsetzt. Der Fehler, der aus der Nichtberücksichtigung der dritten Dimension entsteht, ist aber bei den relativ dünnwandigen Gefäßen der von uns untersuchten Größenordnung nur gering und kann vernachlässigt werden.

Die Längsdehnung des Gefäßes zeigt nun unter der Lupe, daß die beschriebenen Bogen an den Übergangsstellen durch die Zugwirkung teilweise ausgeglichen werden. Am Modell können sich die unterschiedlichen Steigungswinkel sogar vollkommen ausgleichen (Abb. 10 a und 10 b).

<sup>1</sup> Die Veränderung des Steigungswinkels im Verlauf eines Spiralzuges wurde bereits von Horstmann an menschlichen Mesenterialarterien beschrieben. Horstmann beschäftigte sich aber mit dem Einbau der Gefäße, nicht aber mit der funktionellen Struktur der Arterien selbst. Er beschränkte sich daher auf die Beschreibung, die gewissermaßen als Nebenfund zu bewerten war.



Abb. 10 a

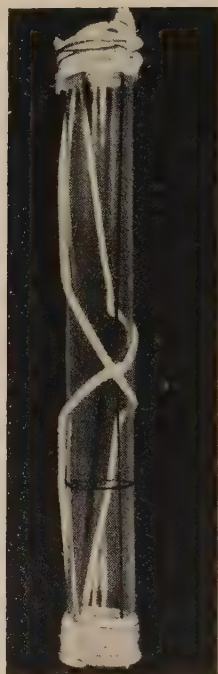


Abb. 10 b

Abb. 10 a. Modell eines Arterienrohres in Ausgangslage (Rohr nicht längsgedehnt). Die Lichtung des Gefäßes wird durch einen Glaszylinder dargestellt. Die dicke weiße Kordel zeigt die typische Verlaufsweise der Muskulatur: steile Endstücke mit einem fast zirkulär verlaufenden Zwischenstück. Die beiden in ihrem Windungssinn unterschiedlichen Spiralen sind an ihrem Überkreuzungspunkt zusammengenäht und mit längsverlaufenden Gummizügen (auf dem Foto: schwarze Fäden) verbunden. Für die Darstellung der Spiralzüge wurde bewußt undehnbare Material gewählt (nähere Erklärungen s. Text)

Abb. 10 b. Modell eines längsgedehnten Arterienrohres. Die typische Dreiteilung im Streckenverlauf der Spiralzüge ist weniger charakteristisch, die steilen Abschnitte sind flacher, die „zirkulären“ Abschnitte steiler geworden. Bei Fortsetzung des Längszuges würde die Verschiedenheit der Steigungswinkel in den einzelnen Streckenabschnitten schließlich vollständig ausgeglichen (Endstellung des Systems)

Wickeln wir das Modell in der Ausgangs- und Endstellung auf einer Ebene ab, dann lassen sich die Bilder, die hierbei entstehen, zu einem Schema vereinigen (Abb. 11).

Die Kurve I dieses Schemas zeigt die Verlaufsweise einer Spirale vor dem Längszug. Die Streckenabschnitte a, b, c sind deutlich erkennbar. Die Abschnitte a und c weisen hohe Steigungswinkel auf. Im Abschnitt b sind die Steigungswinkel gering. Die Diagonale II zeigt den Verlauf einer Spirale in der Endstellung nach dem Längszug. Die einzelnen Streckenabschnitte sind nicht mehr abgrenzbar, die Steigungswinkel sind einheitlich. Ihre



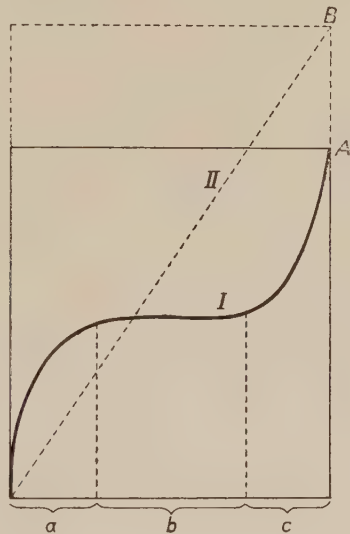
Unterschiede haben sich „ausgeglichen“. Aus dem Schema geht hervor, daß die Länge der Spiralzüge gleichbleibt, unabhängig davon, ob ihre Endpunkte bei A oder achsenwärts verschoben bei B liegen. Die Endpunkte eines gewundenen Fadens haben ja auch einen geringeren Abstand voneinander als die eines gestreckten Fadens gleicher Länge.

Der Zwischenraum zwischen den Endpunkten (elastische Gewebe und Bindegewebe!) ist aber größer geworden.

Daß der Winkelausgleich am Modell vollkommener gelingt, als er an den Spiralzügen einer Arterie beobachtet werden kann, ist

Abb. 11. Das auf Abb. 10 dargestellte Modell ist in Ausgangs- und Endstellung auf einer Ebene abgerollt. Die Bilder, die hierbei entstehen, wurden zu einem Schema vereinigt:

- I = Verlauf eines Spiralzuges in der Ausgangslage.  
 II = Verlauf eines Spiralzuges bei Längsdehnung des Rohres. Der Umfang des Rohres ( $2r\pi$ ) und damit dessen Querschnitt bleiben trotz der Längsdehnung konstant (nähere Erklärungen s. Text)



verständlich, wenn man bedenkt, daß die steil verlaufenden Endstücke ja für viele zirkuläre Abschnitte gemeinsam sind. Nur ein Spiralgang der miteinander gekoppelten Spiralsysteme könnte die eben genannte ideale Bedingung erfüllen. Immerhin bestehen zwischen Modell und Wirklichkeit keine grundsätzlichen Unterschiede. Dieser Winkelausgleich hat eine funktionelle Bedeutung. Erfolgt die Längsdehnung des Rohres innerhalb bestimmter Proportionen, so wird zwar der Abstand zwischen den Endpunkten der Spiralen größer, der Rohrquerschnitt bleibt jedoch konstant. Aus diesem Grunde wurde für die Darstellung des Lumens am Modell ein Glaszylinder gewählt. Die schematische Abbildung 11 läßt ebenfalls erkennen, daß der Umfang  $2r\pi$  der Gefäßrichtung, trotz der Längsdehnung des Rohres, nicht verändert wird. Ein Rohr, dessen

Mantel aus einer homogenen Masse ohne besondere Struktur aufgebaut ist, wie etwa ein Gummischlauch oder ein Rohr, das aus übereinandergesetzten Ringen besteht, hätte diese Eigenschaften nicht. Wird ein Gummischlauch längsgedehnt, so wird auch das Lumen kleiner. Die Lumenänderung vollzieht sich in ungefähr den gleichen Proportionen wie die Änderung des Mantelquerschnittes, besonders wenn der Mantel dünn ist. Nimmt die Höhe durch passive Längsdehnung zu, so nehmen Mantelquerschnitt und Lumen ab. Ein einfaches Experiment zeigt diese Vorgänge. Füllt man einen Gummischlauch, der unten geschlossen ist, mit Wasser, so steigt bei einer Längsdehnung des Schlauches auch die eingeschlossene Wassersäule, der obere Meniscus steigt also mit. Führt man das gleiche Experiment bei einer Mesenterialarterie aus, so bleibt der obere Meniscus zurück. Das Experiment kann auch verfeinert werden, wenn der Versuch quantitativ durchgeführt wird. Man kann eine Arterie mit einer Mikropipette auffüllen und nach Längsdehnung nun noch soviel Flüssigkeit ergänzen, bis das Rohr wieder angefüllt ist. Aus beiden Volumina läßt sich dann berechnen, daß die Lichtung des Gefäßes ungefähr gleichbleibt. Experiment und Modellversuche stimmen also prinzipiell überein. Das Modell zeigt außerdem, daß es bei der Längsdehnung nicht zu Zerrungen an den Überkreuzungspunkten der Spiralen kommt. Diese Überkreuzungspunkte wurden zusammengeknüpft, weil an den entsprechenden Arterienstellen Muskelzüge von einem Spiralzug auf den anderen übergehen. Hier sind gewissermaßen Fixpunkte vorhanden. Diese werden zwar verschoben, aber es tritt nur eine *Dislocatio ad longitudinem* auf; sie verlagern sich also nur achsenparallel. Da die Elastizität der Muskulatur bei den Längsdehnungen nicht beansprucht, sondern nur das Zwischengewebe gedehnt wird, wählten wir für die Darstellung der Muskelspiralen am Modell ein praktisch undehnbares Material.

Bleibt die Lumenweite bei der Längsdehnung der Arterie erhalten, so muß die Wand dünner werden, weil ihre Oberfläche vergrößert wird. Wird die bereits mehrfach erwähnte Tatsache berücksichtigt, daß die Muskelfasern bei dieser Formänderung nicht gedehnt werden, so muß die Dickenabnahme auf einer Verschiebung der Strukturelemente gegeneinander innerhalb der Wand beruhen. Am Modell wird dieser Vorgang in ein und der gleichen Zylinderebene dargestellt und die Umlagerung ist, wie wir zeigen konnten, leicht demonstrierbar. Es handelt sich stets um eine weitere Öff-

nung der Gittermaschen. Der damit immer verbundene Winkelausgleich im Verlauf der Faserzüge wird innerhalb der Arterienwand sicher realisiert. Man kann das daran erkennen, daß in der Tat bei einer Längsdehnung die zirkulär verlaufenden Abschnitte der Muskelfasern im Schnitt teilweise verschwinden. Diese Tatsache schließt auch die Anwesenheit echter Muskelringe innerhalb der Wand aus.

Bei dem dreidimensionalen Gerüst der Arterienwand, in dem die Muskelfasern dicht gepackt übereinanderliegen, sind die Verhältnisse jedoch weit komplizierter. Hier müssen auch die seitlichen Abweichungen von der Längsachse und die radiären Verschiebungen mit berücksichtigt werden. Diese Art der Verschiebung kann nur durch eine bindegewebige Führung zustande kommen. Auf jeden Fall muß das die Muskelfasern einhüllende Bindegewebe eine entsprechende Konstruktion besitzen, da bei der Dehnung des Gefäßes die Zahl der Muskellagen auf dem Querschnitt abnimmt, was schon von Petersen<sup>1</sup> beschrieben worden ist.

Auch unsere Interpretation dieses Vorganges auf Grund des beschriebenen Winkelausgleiches im Verlauf der Faserzüge führt noch nicht zur vollständigen Aufklärung dieses Geschehens.

Die Beibehaltung des Lumenquerschnittes bei passiven Längsdehnungen ist haemodynamisch von größter Wichtigkeit, da die Widerstandsänderung mit der 4. Potenz des Radius einhergeht. An der Arteria poplitea, die ja nach Triepel physiologischerweise bis zu 50 % längsgedehnt wird, käme es sonst im Rhythmus der Bewegungen zu ständig wechselnden beträchtlichen Widerstandsänderungen.

Gegen unsere Versuche könnte der Einwand erhoben werden, daß sie nicht unter physiologischen Bedingungen ausgeführt worden sind, weil der „Blutdruck“, d. h. der Flüssigkeitsdruck in den Gefäßen, praktisch Null betragen habe. Dieser Einwand ist aber deswegen nicht stichhaltig, weil unser Mechanismus genau so gut bei einer Erhöhung des Binnendruckes funktionieren kann, solange der Winkelausgleich noch nicht sein Maximum erreicht hat.

<sup>1</sup> Petersen ging bei seinem Experiment methodisch anders vor als wir. Er dehnte die Arterie, die an einem Ende abgebunden war, und in deren anderes Ende ein Röhrchen eingeführt wurde, unter Flüssigkeitsdruck vom Lumen her. Diese Kombination von Längs- und Querdehnung ruft den gleichen Effekt hervor, den wir als Ausgleich der Steigungswinkel beschrieben haben.

Würde die Arterienwand sich nicht in dieser Weise verstellen können, dann käme es bei jeder passiven Längsdehnung zu einer Querschnittsveränderung, unabhängig von der Höhe des Binnen-druckes. Unter Umständen wäre diese Querschnittsveränderung bei den Gefäßen der von uns untersuchten Größenordnung größer als die Einengung des Lumens bei stärkster aktiver Kontraktion.

Die Bedeutung dieses Konstruktionsprinzips beschränkt sich aber nicht nur auf die Verhältnisse bei passiven Längsdehnungen, sondern auch bei Querdehnungen der Wand. Über die kubische Erweiterung der Arterien liegen zahlreiche experimentelle Resultate vor, die aber zum Teil ziemlich stark voneinander abweichen. „So soll nach Marey und anderen die Volumzunahme bei niederem Druck groß sein und mit zunehmendem Innendruck immer kleiner werden. Im Gegensatz dazu stehen die Resultate von Roy. Danach nimmt der Volumzuwachs für gleichen Druckzuwachs ziemlich stark zu bis zu einem Maximum, um von da ab bei noch höher werdendem Druck wiederum kleiner zu werden. Dieses gegensätzliche Verhalten konnte wenigstens teilweise aufgeklärt werden durch Mc. William. Danach folgt der Volumzuwachs dann dem Gesetz von Marey, wenn die untersuchte Arterie vollständig erschlafft ist, je höher der Innendruck ansteigt, um so kleiner wird der Volumzuwachs. Bei der stark kontrahierten Arterie sind die Verhältnisse aber gerade umgekehrt, hier nimmt der Volumzuwachs mit steigendem Innendruck fortwährend zu. Der Verlauf der Volumzuwachskurve wird durch drei Faktoren bedingt, nämlich durch den Elastizitätskoeffizienten des Wandungsmaterials, die Vergrößerung der vom Druck getroffenen Fläche und durch Mitwirkung der Muskulatur. Bei der vollständig erschlafften Arterie ist die Muskulatur fast vollständig ausgeschaltet, hier ist die Volumzuwachskurve eine Funktion der Elastizität. Da der Elastizitätskoeffizient der Gefäßwandung kein konstanter ist, sondern mit zunehmender Dehnung ansteigt, muß der Volumzuwachs bei höheren Drucken kleiner werden, wie dies Marey zuerst gefunden hat. Dabei ist allerdings möglich, daß der Volumzuwachs bei niederen Drucken konstant bleibt, ja sogar größer wird, weil durch die stattgehabte Volumzunahme die vom Druck getroffene Fläche vergrößert wird. Bei kontrahierten Arterien wird der Innendruck nicht vom elastischen Material der Gefäßwandung, sondern nur von der kontrahierten Muskulatur getragen. Hier kommt also



hauptsächlich der Elastizitätskoeffizient der glatten kontrahierten Muskulatur in Wirksamkeit, der offenbar viel weniger mit dem Dehnungsgrad variiert als derjenige des elastischen Gewebes. Von wesentlichem Einfluß ist weiter das kleine Anfangsvolumen der stark kontrahierten Gefäße. Denn durch einen bestimmten Volumzuwachs wird die vom Druck getroffene Fläche bei einem engen Gefäß relativ stärker vergrößert als bei einem weiten Gefäß. Die zunehmende Vergrößerung bedingt aber bei konstanten Elastizitätskoeffizienten eine ansteigende Volumzuwachskurve.“ (Verkürzt aus Fleisch: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie.)

Das gegensätzliche Verhalten der kontrahierten und der erweiterten Gefäße, das also bisher aus den elastischen Eigenschaften der jeweils beteiligten Gewebselemente erklärt wurde, ist aber nur dann vollkommen verständlich, wenn zusätzlich die besonderen Strukturverhältnisse des Wandaufbaus berücksichtigt werden. Die mehrfach beschriebene Eigentümlichkeit in der Verlaufsweise der Muskelspiralen und der hieraus resultierende Mechanismus, der in einem Ausgleich der Steigungswinkel bei passiven Dehnungen besteht, hat natürlich auch bei Querdehnungen Geltung; auch hier wird die Muskulatur passiv umlagert, ohne daß ihre elastische Eigenschaft zunächst beansprucht wird. Dieser Vorgang läßt sich ebenfalls an einem Modell demonstrieren (Abb. 12 a und b). Nach den bisherigen Ausführungen erübrigt sich eine eingehende Beschreibung. Die Legende der Abbildung reicht zum Verständnis aus.

Wird das Modell in Ausgangsstellung und nach maximaler Querdehnung auf einer Ebene abgerollt, so lassen sich die Bilder, die hierbei entstehen, wiederum zu einem Schema vereinigen (Abb. 13).

Auch hier kann das Beispiel des gewundenen und gestreckten Fadens angewendet werden. Wird ein gewundener Faden, der von geraden Gummizügen begleitet wird, gestreckt, so ist der Widerstand gegen die Streckung von der Elastizität der begleitenden Gummizüge solange abhängig, solange die Verlaufsrichtung des Fadens noch nicht vollkommen gerade ist. Dann aber ändern sich schlagartig die Verhältnisse. Der Ausgleich der bogenförmigen Verlaufsweise — darauf wird später noch hingewiesen — kann auch durch aktive Kontraktion der Muskelfasern erfolgen. Die kontrahierte Faser ist nach dem Ausgleich ihrer überschüssigen Ver-

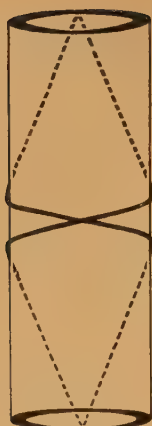


Abb. 12 a



Abb. 12 b

Abb. 12 a u. b. Die Abb. 12 a zeigt den Spiralverlauf der Arterienmuskulatur bei einem unkontrahierten aber enggestellten Rohr. Die mehrfach beschriebenen typischen Streckenabschnitte sind deutlich zu erkennen. Das Schema wurde nach einem Modell aus zusammengerolltem Marienglas gezeichnet. Für die Darstellung der Muskelspiralen wurde am Modell bewußt undehnbares Material (Hanfbänder) verwendet

Die Abb. 12 b zeigt das gleiche Modell nach einer passiven Querdehnung. Die steilen Abschnitte der Spiralen sind flacher, die flachen Abschnitte sind steiler geworden. Die Steigungswinkel tendieren zum Ausgleich. Der Widerstand gegen die Formveränderung hängt nicht von dem Elastizitätsmodul der für die Darstellung der Spiralen verwendeten Bänder ab

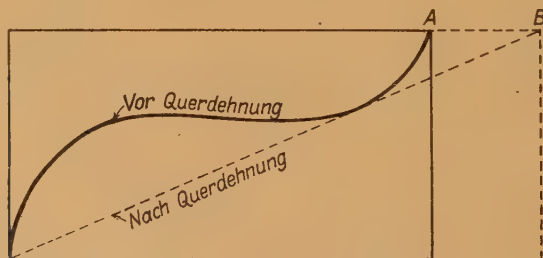


Abb. 13. Das Schema zeigt den Steigungswinkelausgleich bei der Querdehnung; entsprechend der Richtung der formändernden Kraft wird das Lumen weiter. Der Zylindermantel wurde in Ausgangs- und Endstellung auf einer Ebene abgerollt. Der Widerstand gegen die Formänderung kann nicht von der Muskulatur getragen werden, da diese nicht gedehnt wird. Er hängt nur von den Eigenschaften des elastischen Gewebes ab. Die Länge des Spiralzuges bleibt auch dann gleich, wenn der Endpunkt A der Spirale senkrecht zur Gefäßachse nach B verschoben wird

laufweise mit einem gestreckten Faden vergleichbar, der von parallel verlaufenden Gummizügen begleitet wird. Der Widerstand gegen eine Längsdehnung wird dann weniger von den begleitenden Gummizügen getragen, sondern hängt in erster Linie von dem Elastizitätsmodul des Fadens selbst ab. Im Modellversuch müssen wir den geänderten Verhältnissen Rechnung tragen. Wir dürfen

die Muskelspiralen nicht mehr durch eine undehnbare Kordel darstellen, dann ließe sich das Modell nicht erweitern. Wir müssen dehnbares Material (Gummischnur) verwenden (Abb. 14).

Das gegensätzliche Verhalten des Volumenzuwachses bei kontrahierten und erweiterten Arterien, das, wie Fleisch sich ausdrückt, durch Mc. William teilweise aufgeklärt wurde, wird, so können wir jetzt ergänzen, durch die besondere Bauweise der Wand verständlicher gemacht.

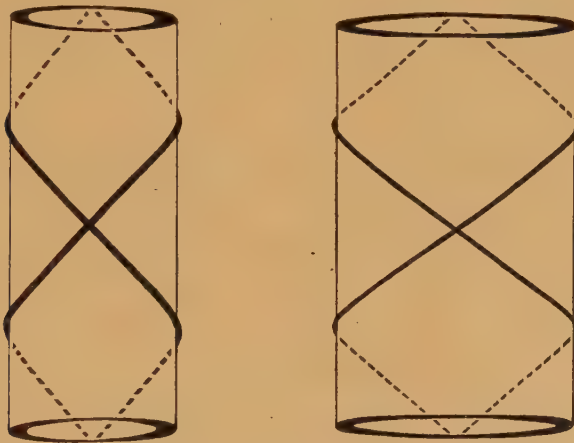


Abb. 14a u. b. Die Abb. 14a zeigt den Faserverlauf der kontrahierten Arterienmuskulatur. Die unterschiedlichen Steigungswinkel, die im Verlauf der einzelnen Faserzüge bei dilatierten Gefäßen angetroffen wurden, haben sich durch die Verkürzung der Muskulatur ausgeglichen. Es handelt sich um eine schematische Zeichnung nach einem Modell aus zusammengerolltem Marienglas. Die Abb. 14b zeigt das gleiche Modell nach passiver Querdehnung. Die Steigungswinkel haben sich nur gering verändert. Eine derartige Formänderung ist nur möglich, wenn am Modell zur Darstellung der Spiralen dehnbares Material (Gummischnur) verwendet wird. Der Widerstand gegen die Formänderung hängt von dem Elastizitätsmodul dieses Materials ab

Es muß hinzugefügt werden, daß eine passive Längsdehnung, bei der das Lumen gleichbleiben soll, bei einer kontrahierten Arterie aus den gleichen Gründen nicht möglich sein wird. Eine Arterie als zuleitendes Gefäß zu einem tätigen Organ wird auch normalerweise niemals maximal kontrahiert sein.

Will man über den aktiven Mechanismus der Arterienwand, der den passiven Dehnungen gegenübergestellt werden soll, Auskunft erlangen, so ist es naheliegend, das Organ in verschiedenen Kontraktionszuständen seiner Muskulatur zu untersuchen. Die Schwierigkeit bei der Untersuchung der von uns verwendeten relativ großen Gefäße war doppelter Natur. Sie lag teils an der Art des

Experimentes selber, teils am Objekt. Bei einem Spiralsystem muß die Beobachtung in erster Linie darauf ausgerichtet sein, das Verhalten der Steigungswinkel unter wechselnden physiologischen Bedingungen zu verfolgen. Die Befunderhebung wird dann besonders schwer, wenn die Steigungswinkel des Präparates nicht einheitlich sind, und wenn z. B. Bogenstrukturen und Unregelmäßigkeiten bei der Abgabe von Nebenfasern gefunden werden. Ist die räumliche Veränderung außerdem nicht sehr beträchtlich und bei den größeren Arterien ist ja die Lumenveränderung nur relativ gering, so wird ein genaues Erfassen der Vorgänge noch schwerer gemacht. Ganz unmöglich ist es dann, die Steigung im Winkelgraden exakt anzugeben. Hier sagt der Gesamteindruck oft mehr als ein in Einzelheiten gehendes Nachmessen.

Die Durchführung der Untersuchungen ist nur bei funktionstüchtigem Material möglich. Dazu sind die Voraussetzungen bei den Arterien besonders günstig, weil diese Gefäße für lange Zeit überleben und noch auf Temperatureinflüsse und Pharmaka reagieren, wenn die Entfernung aus dem Organismus bald nach dem Tode erfolgt und die Bedingungen der Aufbewahrung (Aufbringen auf Eis) günstig sind. Wir experimentierten mit Mesenterialarterien des Rindes, die unmittelbar nach dem Schlachten herauspräpariert und anschließend sogleich verarbeitet wurden. Um den Verhältnissen in vivo einigermaßen gerecht zu werden, wurden die Gefäße in einem Rahmen aus Glasstäben durch Gummizüge einer gewissen Längsdehnung unterworfen, weil die Arterien ja auch im Organismus unter einer gewissen Längsspannung stehen. Diese Längsspannung ist anatomisch präformiert und hat mit den Spannungen, die aus dem Binnendruck entstehen, unmittelbar nichts zu tun. Ein Arterienstück ist auch im lebenden Körper an seinen Endpunkten elastisch fixiert. Eine Rekonstruktion dieser mechanischen Verhältnisse ist fast die wichtigste Voraussetzung des ganzen Versuches. Um sich von der Wichtigkeit dieser Versuchsbedingungen zu überzeugen, braucht man nur die Untersuchungen Goerttlers am Ductus deferens mit denen der Voruntersucher zu vergleichen, die deswegen zu falschen Resultaten kamen, weil sie die mechanischen Voraussetzungen des Funktionsablaufes nicht beachteten. Die geschilderte Fixierung der Arterie ist darum notwendig, wenn es auch nur bedingt gelingt, die physiologische Dosierung des Längszuges einzuhalten. Die Glasrähmchen wurden anschließend in Ringerlösung gebracht, die langsam auf 37 Grad erwärmt wurde und weiterhin auf dieser Temperatur eingestellt blieb. Der Ringerlösung können nunmehr Pharmaka beigelegt werden, die vaso-konstriktorisch oder vaso-dilatorisch wirken. Die Gefäße wurden eine genügend lange Zeit dem Einfluß dieser Pharmaka ausgesetzt und anschließend in Formol überführt, wobei die Fixierungsflüssigkeit solange eine Temperatur von 37 Grad aufweisen muß, bis das Präparat vollkommen durchfixiert ist.



Wir haben bei der Durchführung des Versuches bewußt darauf verzichtet, einen physiologischen Binnendruck in den Gefäßen zu erzeugen, weil es experimentell nur schwer möglich ist, hierbei echte physiologische Verhältnisse zu schaffen. Der Hauptgrund lag aber darin, daß ein Teil der regulatorischen Vorgänge des Wandapparates in einer gewissen Unabhängigkeit vom Blutdruck abläuft. Wir sagten bereits, daß der Wandapparat einen selbständigeren Mechanismus aufweist als gemeinhin angenommen wird. Gerade diesen Mechanismus wollten wir kennenlernen und seine spezielle Funktion ist vielleicht gerade dann besonders gut zu übersehen, wenn die „Kreislaufverhältnisse“ möglichst einfach gestaltet werden. Aus diesem Grunde arbeiteten wir mit dem „Blutdruck“ Null.

Es wurden auch bei der Zufuhr der Pharmaka keine physiologischen Bedingungen, d. h. keine physiologischen Dosierungen, eingehalten. Man soll sich gerade hier vor einer Pseudogenauigkeit hüten. Durch Einflüsse, die wir zu einem großen Teil noch nicht genügend kennen, wird ein histologisches Präparat während seines Werdeganges von der Fixation bis zum Einschluß in Kanadabalsam ständig verändert und entspricht schließlich nur bedingt den Verhältnissen in vivo. Nur wenn wir diese Veränderungen quantitativ erfassen, können wir unterschiedliche physiologische Funktionszustände histologisch bearbeiten. Für extreme Funktionszustände gilt der gemachte Einwand nicht in dem Maße. Die histologischen Schnitte sind trotz der Fixierung und weiteren Behandlungseinflüsse genügend different und können somit gegenübergestellt werden.

Wir haben darum bei unseren Untersuchungen mit massiven Dosen gearbeitet (z. B. Adrenalin 1 : 100 000, Chloralhydrat 5 %). Zu vergleichenden Untersuchungen müssen unverzweigte Gefäßstücke verwendet werden, die einen geraden Verlauf aufweisen. Sie müssen außerdem aus der gleichen Arterie herausgeschnitten sein und auch ungefähr das gleiche Kaliber haben. Bei der Durchführung der Parallelversuche machte sich zunächst bemerkbar, daß die Arterien, die Mitteln ausgesetzt waren, welche eine Kontraktion der glatten Muskulatur hervorrufen, weniger durch eine Lumenveränderung auffielen, als dadurch, daß sie eine andere „Konsistenz“ bekamen. Sie fühlten sich härter, strangartiger an und setzten einer Eindrückung des Lumens größeren Widerstand entgegen. Allein durch Betasten kann man Arterien, die z. B. mit

Adrenalin behandelt wurden, von solchen unterscheiden, welche der Einwirkung von Chloralhydrat ausgesetzt waren. Da sich bei den vorausgegangenen Untersuchungen schon herausgestellt hatte, daß ein *Semper*-Präparat unter Umständen bessere Resultate ergibt als eine Schnittserie, wurden Trockenpräparate der extremen Funktionszustände angefertigt. Die Präparate, die mit vaso-dilatatorischen Mitteln behandelt waren, zeigten ungefähr das gleiche Bild, welches wir früher beschrieben haben (Abb. 4). Im Gegensatz dazu ließen die kontrahierten Arterien deutliche Unterschiede erkennen; die äußeren längsverlaufenden Abschnitte sind kürzer geworden. Die Bogenbildung ist weniger auffallend. Es besteht eine Tendenz zum Steigungswinkelausgleich. Diesem Ausgleich werden allerdings dadurch Grenzen gesetzt, daß die längsverlaufenden Abschnitte für viele zirkulär verlaufende Anteile des Spiralsystems gemeinsam sind. Dort, wo die Fasern fächerförmig zusammenkommen, beeinflussen sie sich gegenseitig in ihrer Verlaufsrichtung. Zusammenfassend läßt sich sagen, die steilen und die flachverlaufenden Abschnitte kommen sich entgegen, indem die steilen Anteile nunmehr weniger steil, die flachen Abschnitte dafür aber steiler verlaufen. Hier sind die Verhältnisse demnach ähnlich wie beim Ductus deferens. Das Schema Abb. 17 der Goerttlerschen Arbeit hat nicht nur für den Samenleiter, sondern auch für die Mesenterialarterie Geltung.

Die Steilerstellung der „zirkulären“ Faserstrecken ist auf Flachschnitten deutlich erkennbar (Abb. 15 a und b). Die Winkelzunahme beträgt ungefähr 15—30 Grad.

Rekonstruiert man aus diesen Bildern und den sonst gemachten Feststellungen den Vorgang der Gefäßverengung, so muß die Vorstellung davon ausgehen, daß die Arterien an ihren Endpunkten elastisch fixiert sind. Dementsprechend muß auch die elastische Fixierung der Endpunkte der einzelnen Spiralgänge an dem elastischen Gerüst der *Elastica ext.* bzw. *int.* berücksichtigt werden. Hier liegen genau wie beim Ductus deferens zunächst „Festpunkte“. Das Verhalten der Spiralen bei passiven Dehnungen und im Gegensatz dazu die vergleichende Gegenüberstellung der Präparate, welche einer pharmakologischen Behandlung unterzogen wurden, lassen den Mechanismus der Kontraktion erkennen. Zunächst wird es bei einer Fixierung der Muskelspiralen an ihren Endpunkten zu einem teilweisen Ausgleich der Steigungswinkel kommen. Da aber dieser Ausgleich im Gegensatz zu den passiven Dehnungen

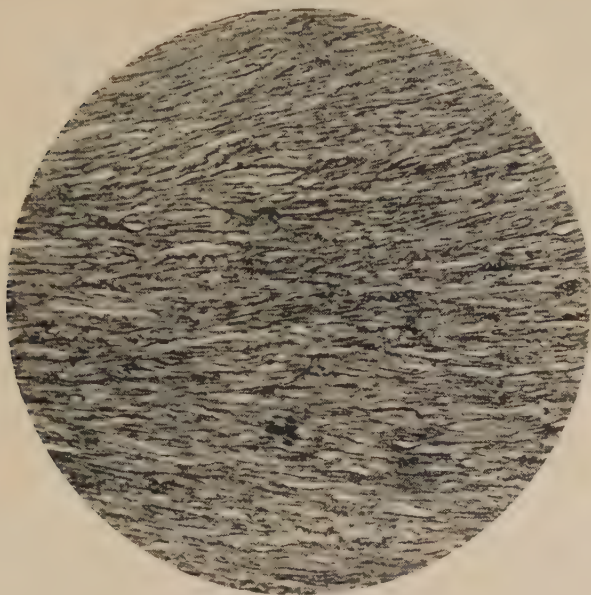


Abb. 15a. Flachschnitt durch die Media einer mit Chloralhydrat behandelten Mesenterialarterie.  
Gefäßachse vertikal. Die Steigungswinkel der „zirkulären“ Faserstrecken sind gering.  
Vergrößerung 90fach

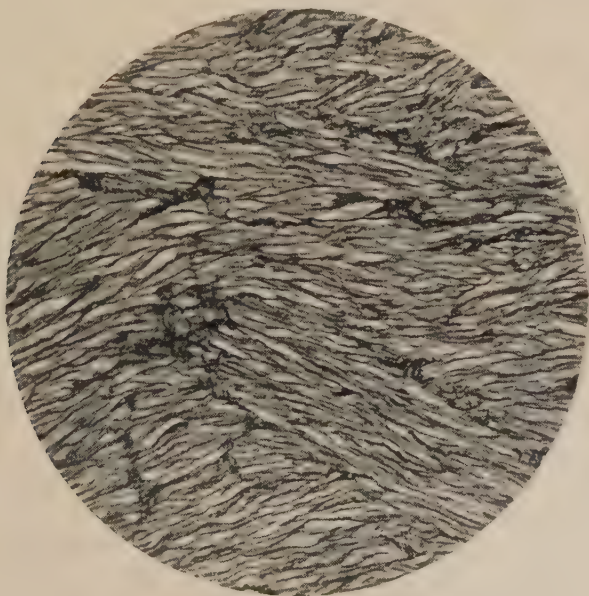


Abb. 15b. Flachschnitt durch die Media einer mit Suprarenin behandelten Mesenterialarterie.  
Die „flachen“ Streckenabschnitte sind gegenüber Abb. 15a deutlich steiler gestellt. Die Vergrößerungen beider Schnitte sind gleich. Vergrößerung 90fach

mit einer Verkürzung der Muskulatur einhergeht, vollzieht er sich in anderen Proportionen als bei jenen und ist außerdem mit einem Dickerwerden der Muskelfasern verbunden. Da aber Muskulatur und elastisches Gerüst eine funktionelle Einheit bilden, müssen die mit dem Steigungswinkelausgleich verbundenen aktiven Formänderungen der Muskulatur auch den Spannungszustand des elastischen Gerüsts beeinflussen. Es kann morphologisch noch nicht entschieden werden und es sei darum dahingestellt, ob dabei die Belastung des elastischen Gerüsts größer wird oder ob bestimmte Teile dieses Gerüsts entspannt werden. Im letztgenannten Falle könnte der elastische Widerstand herabgesetzt werden, wie es der Auffassung von Wezler entsprechen würde. Jedenfalls wird die

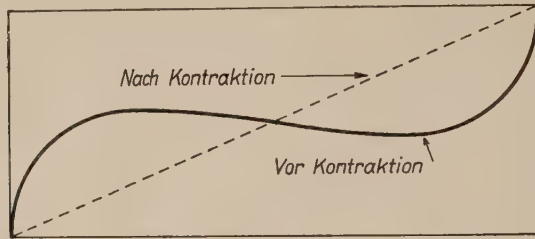


Abb. 16. Die ausgezogene Kurve stellt den Verlauf einer Muskelspirale mit den mehrfach beschriebenen typischen Streckenabschnitten dar, wenn der Zylindermantel auf einer Ebene abgerollt wird. Die gestrichelte Diagonale zeigt den Spiralverlauf nach Ausgleich der Steigungswinkel durch aktive Kontraktion. Das Lumen wird trotz der Formänderung der Spiralen nicht verändert

Wandspannung verändert, ohne daß zunächst eine Veränderung des Gefäßlumens eintreten muß, denn der Winkelausgleich und die Verengung ergänzen sich ja im entgegengesetzten Sinne. Erst wenn der Winkelausgleich sein Maximum gefunden hat, wird bei einer weiteren Kontraktion auch das Lumen verkleinert. Am Modell ist das erreicht, wenn der Steigungswinkel im Gesamtverlauf der Spirale überall gleich ist. (Wickeln wir den Spiralverlauf, wie beschrieben, vor und nach der Kontraktion auf einer Fläche ab, so entstehen Kurven, wie sie auf Abb. 16 dargestellt sind.)

Dieser Idealfall, darauf wurde bereits mehrfach hingewiesen, kann nur am Modell, aus morphologischen Gründen aber nicht an der Arterie erzielt werden. Die Bedeutung dieses Mechanismus liegt nun darin, daß die Änderung der Wandspannung und die anschließende Verengung des Lumens in einem Arbeitsgang erfolgt. Eine geringe Verkürzung der Muskulatur ruft eine Änderung der Wandspannung hervor, die mit dem Ausmaß der Verkürzung genau graduierbar ist.



Hat die spannungsändernde Verkürzung der Muskulatur ihre Endstellung erreicht, so muß eine weitere Verkürzung zu einer Verkleinerung des Lumens führen.

Alle Punkte der Spiralen müssen dabei in radiärer Richtung verschoben werden. Die Formänderung, die mit diesem Vorgang einhergeht, hängt wesentlich von der Lage der Fixpunkte ab. Fixpunkte werden solche Punkte des Systems genannt, die während des gesamten Funktionsablaufes, oder wenigstens in bestimmten Phasen, ihre räumliche Lage beibehalten. Der Ausdruck wird in den folgenden Ausführungen nicht immer in diesem strengen Sinne gebraucht. Ein einfaches Beispiel sagt mehr aus als eine Definition.

An dem Modell, an dem die passive Längsdehnung des dilatierten Gefäßes demonstriert wurde, konnte gezeigt werden, daß die Überkreuzungs- und Endpunkte der Spiralzüge bei dieser Formveränderung des Rohres nur achsenparallel verschoben werden. Wir können diese Punkte als Fixpunkte bezeichnen, weil sie im Gegensatz zu den übrigen Punkten des Systems stehen, die sich noch zusätzlich gegen die Peripherie verlagern. Wird statt der Längsdehnung eine Querdehnung ausgeführt, so verschieben sich die gleichen Fixpunkte ebenfalls nur in einer Dimension des Raumes, und zwar diesmal senkrecht zur Längsachse. Bei einer Kombination beider Dehnungen verlagern sich die Fixpunkte parallel zur Gefäßachse und zugleich senkrecht zu ihr und können trotzdem noch mit Recht „Fixpunkte“ genannt werden. Der Begriff „punctum fixum“ ist ohne Berücksichtigung der auftretenden Formveränderung nicht zu definieren. Die folgenden Ausführungen werden zeigen, daß „puncta fixa“ mit Änderung des Funktionszustandes auch „puncta mobilia“ werden können. In diesem Wechsel liegt ein weiteres Prinzip für die mannigfaltigen Wirkungsmöglichkeiten muskulöser Spiralsysteme. Diese Wirkungsmöglichkeiten sind nur zu verstehen, wenn die Lage der Fixpunkte bestimmt wird. Alle Modellvorstellungen über die aktiven Formänderungen der Arterienwand haben nur eine beschränkte Gültigkeit. Es gibt für den Vorgang der Kontraktion von Muskelspiralen kein adaequates technisches Prinzip. Falsche Modellvorstellungen finden sich in der Literatur. Klärt man jedoch die Unterschiede zwischen Objekt und Modell, so können durch die Gegenüberstellung Erkenntnisse gewonnen werden und die vergleichende Betrachtung führt schließlich zum Ziel. Faßt man die Endpunkte

einer Muskelspirale als Fixpunkte auf, die sich bei einer gedachten Kontraktion nur rechtwinklig zur Gefäßachse verschieben sollen, so bleibt die Höhe des Spiralganges bei der Kontraktion konstant. Die Endpunkte bewahren ihren Abstand, der achsenparallel gemessen wird, also in einer Dimension, die bei einem Zylinder „Höhe“ genannt würde. Der Abstand zwischen den Endpunkten soll darum in der Folge als „Höhenabstand“ bezeichnet werden. Die Formveränderungen eines derartigen Systems sind leicht zu übersehen, wenn wir uns ein entsprechendes Modell vorstellen: Wir denken uns einen zylindrischen Stab, um den ein gedehntes Gummiband genau einmal spiralförmig gewunden ist. Die Endpunkte der Spirale werden fixiert, sie haben dann einen bestimmten „Höhenabstand“; dieser „Höhenabstand“ soll auch gewahrt bleiben, wenn nun der Stab durch einen kleinkalibrigeren ersetzt wird. Das Gummiband legt sich auch diesem dünnen Zylinder fest an, es kontrahiert sich dabei, die absolute Länge der Raumkurve wird kleiner, der Steigungswinkel aber wird größer. Mutatis mutandis könnte man sich den Wirkungseffekt einer sich kontrahierenden Muskelspirale vorstellen. Theoretisch ließe sich die Raumkurve so weit verkürzen, bis sie zur Geraden wird. Der Zylinder hätte dann den Durchmesser Null, man kann ja auch eine Spiralfeder im Extremfall zu einem geraden Draht ausziehen. Die Verhältnisse liegen aber anders, wenn Spirale neben Spirale liegt, so daß ein Rohr gebildet wird. Ein geeignetes Modell läßt sich für diesen Fall nur schwer herstellen. Rechnerisch können die Formveränderungen in diesem System, die bei der Kontraktion der Spiralen auftreten, jedoch erfaßt werden. Wir wählen für die Darstellung zunächst den einfacheren Fall, bei dem die Spiralen alle den gleichen Windungssinn aufweisen sollen. Zerschneiden wir den Mantel eines derartigen Rohres in der Verlaufsrichtung einer Spirale und breiten ihn in einer Ebene aus, so entsteht ein Bild, wie es auf Abb. 17 a dargestellt ist.

Wird bei einer Kontraktion der Spiralen der „Höhenabstand“ der Endpunkte gewahrt, so verändert sich die Gestalt des Rohres in einer Weise, die aus der Abb. 17 b hervorgeht.

Faßt man die schematisch dargestellten räumlichen Veränderungen zusammen, so müssen drei Faktoren berücksichtigt werden:

1. Durch die Kontraktion der Spiralen werden die Raumkurven kürzer, der Steigungswinkel wird größer.

2. Die Spiralen werden proportional der Wurzel des Ausmaßes der Verkürzung dicker, die Spiralen drängen auseinander, hierin liegt ein Erweiterungsvorgang, der Umfang nimmt zu.
3. Die Spiralen werden vom Rohrquerschnitt in Ellipsenform geschnitten; bei der mit der Verkürzung einhergehenden Steilerstellung werden diese Ellipsen immer kreisähnlicher. Hierin liegt für das Rohr ein Verengungsprinzip, der Umfang nimmt ab.

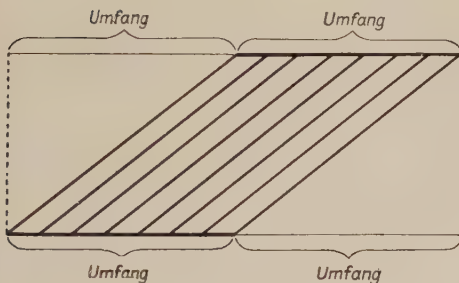


Abb. 17a

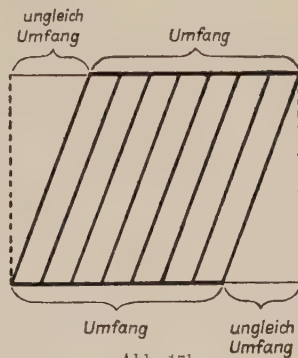


Abb. 17b

Abb. 17a. Der Mantel eines Zylinders, der aus einzelnen Spiralen zusammengesetzt ist, wird in der Verlaufsrichtung einer Spirale zerschnitten und in einer Ebene ausgebreitet. Wie die Abbildung veranschaulicht, umfassen die Spiralen genau einmal das Rohr

Abb. 17b. Das Schema zeigt die auf Abb. 17a dargestellten Spiralen, die nun durch Kontraktion kürzer und dicker geworden sind. Die Spiralen umfassen das Rohr nicht mehr in vollständigen Spiralgängen. Der „Höhenabstand“ (s. Text!) der Endpunkte ist auf beiden Abbildungen gleich

Alle drei Vorgänge laufen gleichzeitig ab. Das Ausmaß der durch sie bewirkten räumlichen Veränderungen ist aber bei jedem der drei Faktoren verschieden. Im Endeffekt wird, wie sich rechnerisch nachweisen läßt, das Lumen des Rohres enger. Diese Verengung wird mit zunehmendem Steigungswinkel, wie sich aus diesen Berechnungen ergibt, geringer. Die drei Vorgänge stören sich nicht bei einem einseitigen Richtungsverlauf der Spiralen, es kommt jedoch dabei zu einer Torsion des Rohres, die dadurch bedingt wird, daß durch die räumlichen Veränderungen die Endpunkte der einzelnen Spiralen nicht mehr übereinander auf einer achsenparallelen Linie liegen. Die unteren und oberen Endpunkte werden vielmehr alle gleichsinnig und in gleichem Ausmaß gegeneinander ad peripheriam verschoben. Die Spiralen laufen dann nicht mehr in ganzen Spiralgängen, sondern nur noch in Teilen von diesen um das Rohr herum.

Die den genannten räumlichen Veränderungen zugrundeliegenden drei mathematischen Bedingungen, die darin bestehen, daß die Höhe des Spiralganges und das Volumen der Fasern konstant bleiben sollen, und daß schließlich das Rohr in vollen Spiralwindungen umfaßt wird, sind nicht mehr miteinander vereinbar, wenn die Länge und mit dieser der Querschnitt der Fasern verändert wird. In solchen Fällen ist eine Torsion des Rohres unvermeidbar. Bei sich überkreuzenden Spiralen findet eine derartige Torsion nicht statt. Die Überkreuzungsstellen werden gewissermaßen fixiert, weil gleichzeitig an ihnen nach links und rechts gezogen wird. Eine Formveränderung des Rohres ist dann nur noch möglich, wenn die Endpunkte der Muskelspiralen, die bis dahin als puncta fixa aufgefaßt wurden, nunmehr „puncta mobilia“ werden. Die Möglichkeit hierzu besteht, da ja die Muskulatur an den elastischen Netzen der *Elastica externa* und *interna* verankert ist. Der Kontraktion wird hier natürlich Widerstand entgegengesetzt, aber das elastische Material gibt nach. Experimentell kamen wir dieser Tatsache entgegen, daß wir die Arterie in ihrem Rahmen nicht fest, sondern mit Gummizügen einspannten, denn wie beim *Ductus deferens* spiegelt sich die Struktur des Gesamtorgans in der Struktur der einzelnen Spiralgänge wider und umgekehrt. Sind die Endpunkte *puncta mobilia* und befindet sich das *punctum fixum* innerhalb des System, so haben die Gesetze Geltung, die zu Anfang dieser Arbeit entwickelt wurden und hier nicht wiederholt werden sollen.

Fassen wir alle aktiven und passiven Formveränderungen zusammen, so ist es erstaunlich, daß ein Bauprinzip dieser Vielfalt sinnvoller Veränderungen gerecht wird. Die experimentellen Ergebnisse fremder und eigener Untersuchungen stimmen mit der morphologisch nachgewiesenen funktionellen Struktur überein. Die Richtigkeit der somit gewonnenen Vorstellung läßt sich außerdem noch mathematisch beweisen. Alle angewendeten Untersuchungsverfahren ergänzen und kontrollieren sich gegenseitig.

Zum Abschluß der Arbeit soll nicht verschwiegen werden, daß der beschriebene Wandmechanismus eigentlich nur Gültigkeit haben kann für die von uns genauer untersuchten Gefäße, daß eine Verallgemeinerung, darauf weisen allerdings Untersuchungen an anderen ungefähr gleichkalibrigen Arterien hin, wahrscheinlich nur Geltung haben kann für Arterien gleicher Größenordnung.

Macht die besondere Struktur der Arterienwand einen geregelten



Funktionsablauf unter physiologischen Bedingungen erst möglich, so muß sich das Bauprinzip umgekehrt besonders nachteilig bei pathologischen Veränderungen auswirken. Auch bei einer örtlich unbeschriebenen Veränderung innerhalb der Muskelwand wird sich die Störung nicht nur an dieser Stelle auswirken; es werden zumindest die Muskelspiralen mitbetroffen, die diese Stelle passieren. Da alle Spiralen in einem System zusammenhängen, dürften auch noch weitere Gefäßabschnitte mitbeteiligt sein.

### Ergebnisse der Untersuchungen

a) Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der spiraligen Verlaufsweise der Arterienmuskulatur und ihrer Bedeutung für die Funktion der Wand. Im Ablauf des funktionellen Geschehens erfährt das komplizierte dreidimensionale Spiralsystem Formänderungen, die der unmittelbaren Anschauung kaum zugänglich sind. Die Arbeit versuchte eine Vorstellung dieser Vorgänge zu vermitteln. Eine Zusammenfassung, in der nur Facta mitgeteilt werden können, widerspricht dem Sinne dieser Aufgabe.

b) Die verwendeten Begriffe haben vielfach einen spezifischen Gehalt, der nur aus dem Zusammenhang zu verstehen ist. Die Begriffsbildung geht dann mit dem Verständnis der Funktion einher. Der Funktionsablauf ist aber nur aus den Ausführungen selbst und nicht aus der Zusammenfassung erkennbar. Diese kann sich daher nur auf die Mitteilung bestimmter Resultate und die Angabe der angewendeten Untersuchungsverfahren beschränken.

1. Es wurde mathematisch nachgewiesen, daß die Steigungswinkel muskulöser Spiralsysteme bei der Kontraktion der Muskulatur verändert werden. Sie wandern auf eine Grenze zu, die bei 45 Grad liegt, unabhängig davon, ob sie steiler oder flacher als dieser Grenzwert gewesen sind. Mit diesem Vorgang geht eine Formveränderung der Wand einher, deren Berechnung zeigt, daß das Lumen des Rohres weiter wird, wenn die Steigungswinkel vor der Kontraktion in ihrer Mehrzahl über 45 Grad liegen (Beispiel: ductus deferens). Liegen sie jedoch in ihrer Mehrzahl unter 45 Grad, so wird das Lumen durch die Kontraktion enger (Beispiel: Arterie).

Durch den mathematischen Nachweis werden die Versuche Goerttlers bestätigt, der den gleichen Modus der Lumenveränderung durch Modellversuche feststellte.

2. Neben der beschriebenen Lumenänderung ruft die Kontraktion der Muskulatur beim Ductus deferens eine starke Verkürzung des Gesamtorganes hervor (Goerttler), während bei der Arterie unter ähnlichen Versuchsbedingungen eine relativ geringe Längenzunahme in axialer Richtung beobachtet wird (Häusler). Diese Längenveränderungen sind besonders in ihren Proportionen der unmittelbaren Anschauung kaum zugänglich. Sie müssen ohne mathematische Bearbeitung als experimentelle Facta hingenommen werden. Die Berechnung zeigt nicht nur eine volle Übereinstimmung mit dem experimentellen Befund, sondern erklärt in ihrer Ableitung zugleich die Formänderung aus dem Bauprinzip.

3. Die Spiralzüge der Arterienmuskulatur sollen nach Schultze-Jena einen einseitigen Richtungsverlauf aufweisen. Diese Ansicht kann durch unsere Untersuchungen nicht bestätigt werden. Es finden sich links- und rechtsgängige Spiralen.

4. Die Verlaufsweise der Muskulatur in der Arterienwand wird strukturanalytisch untersucht. Es werden Semperpräparate angefertigt und diese durch „systemgerechte“ histologische Schnitte ergänzt. Die Wand wird nach vorheriger Chromierung aufgehellt. Durch die Chromierung ist die Struktur des Spiralsystems trotz der Aufhellung erkennbar. Es zeigt sich, daß die Spiralzüge außen und innen hohe, dazwischen aber flache Steigungswinkel besitzen. Die Muskelspiralen umschließen das Lumen in einer „überschüssigen“ Verlaufsweise.

5. Aus der Form der Spiralzüge lassen sich gewisse Rückschlüsse über die Anordnung der bindegewebigen Verschiebeschichten ableiten. In einer kurzen theoretischen Abhandlung werden die prinzipiellen Möglichkeiten der Anordnung alternativ gegenübergestellt. Die sich ergebenden Folgerungen werden durch histologische Untersuchungen bestätigt. Hierbei wurde das Gefäß extrem quergedehnt, es kommt dann ein für die Beurteilungsmöglichkeit günstiger Funktionszustand zur Untersuchung.

6. Die überschüssige Verlaufsweise der Spiralzüge der Muskulatur wirkt sich bei allen Formänderungen der Wand aus. Bei passiven Längsdehnungen des dilatierten Gefäßes werden die steilen Verlaufsstrecken der Spiralzüge flacher, die flachen Abschnitte aber werden steiler. Die unterschiedlichen Steigungswinkel tendieren zum Ausgleich. Die Muskulatur wird bei diesen Vorgängen umgelagert; aber trotz der Längsdehnung des Gefäßes

selbst nicht gedehnt. Hierdurch kann der Querschnitt des Rohres trotz der Formänderung ungefähr gewahrt bleiben. Der Mechanismus dieser Erscheinung wird erklärt, experimentell unterbaut und an Modellen erläutert.

Auch bei der passiven Querdehnung des dilatierten Gefäßes findet ein Winkelausgleich statt. Auch bei ihr wird die Muskulatur umgelagert, ohne daß ihre „Elastizität“ beansprucht wird. Der Widerstand gegen die Formänderung wird daher nur von den elastischen Elementen der Wand getragen. Bei einem kontrahierten Gefäß hat sich die überschüssige Verlaufsweise der Muskelspiralen bereits durch die Kontraktion ausgeglichen. Bei einer Querdehnung wird auch die Muskulatur gedehnt, welche somit in erster Linie den Widerstand gegen die Formänderung bestimmt. Bei der kontrahierten Arterie kommt also hauptsächlich der Elastizitätskoeffizient der kontrahierten glatten Muskulatur in Wirksamkeit, beim dilatierten Gefäß dagegen der des elastischen Gewebes. Zur Feststellung dieser Gesetzmäßigkeit ist die Kenntnis der Struktur nicht unbedingt erforderlich. Die Proportionen, in denen die kubische Erweiterung bei konstantem Druckzuwachs erfolgt, lassen erkennen, welche Gewebelemente jeweils gedehnt werden. Dieser indirekte Nachweis wurde bereits durch Voruntersucher erbracht. Es fehlte aber bislang die Erklärung aus dem Bauprinzip, welche den Mechanismus der unterschiedlichen Formänderungen verständlich macht. Auch diese Unterschiede werden durch entsprechende Modellversuche erläutert.

7. Durch Pharmaka hervorgerufene extreme Funktionszustände des muskulösen Spiralsystems der Arterienwand werden an Hand von Semperpräparaten und durch histologische Schnitte untersucht. Die Befunde stimmen mit den theoretischen Erwartungen überein, insbesondere wird die Steilerstellung der „zirkulären“ Faserstrecken durch die Kontraktion deutlich erkennbar.

8. Im Verlaufe der Kontraktion verlagern sich die „puncta fixa“ von den Endpunkten der Spiralen in die Mitte des Systems. Das ist in dem Augenblick der Fall, wenn die überschüssige Verlaufsweise durch die Kontraktion ausgeglichen wird. Die praktische Bedeutung dieser Fixpunktverschiebung besteht darin, daß bei geringer Kontraktion lediglich die Wandspannung verändert wird, während bei starken Kontraktionen auch eine Einengung des Lumens erfolgt.

## Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand

### Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird das Spiralsystem der Muskulatur der Arterien vom muskulösen Typ (Mesenterialarterien des Rindes) näher untersucht. Die aktiven und passiven Formveränderungen in der Wand werden aus dem Bauprinzip erklärt. Die morphologischen Befunde werden durch pharmakologische Untersuchungen ergänzt und durch Modelle und mathematische Ableitungen im einzelnen interpretiert. Die Problemstellung für weitere Untersuchungen wird abgegrenzt.

### О функциональном значении спиральной мускулатуры артериальной стенки

#### Краткое содержание

Автор исследует спиральную систему мускулатуры артерий мускулярного типа (мезентериальные артерии крупного рогатого скота). Активные и пассивные изменения форм стенки обосновываются структуральным принципом. Морфологические данные дополняются фармакологическими исследованиями и в частности интерпретируются моделями и математическими производными. Автор ограничивает постановку проблемы дальнейших исследований.

### The functional significance of the spiral structure of the musculature in the arterial wall

#### Summary

The present study was undertaken with a view to investigating in more detail the spiral system of the musculature of the arteries of the muscular type (bovine mesenteric arteries). Morphological changes, active and passive, of the wall are ascribed to the principle of structure. The morphological findings are completed by the results of pharmacological examinations and illustrated in detail by models and mathematic derivations. The problems to be resolved in future investigations are defined.



## Sur l'importance fonctionnelle du parcours spiral de la musculature de la paroi artérielle

### Résumé

L'auteur s'est livré à une étude minutieuse du système spiral de la musculature des artères du type musculoux (artères mésentériques bovins). Les modifications morphologiques, actives et passives, de la paroi sont attribuées au principe de structure. Les résultats morphologiques sont complétés par des données pharmacologiques et illustrés dans le détail par des modèles et des dérivations mathématiques. Les problèmes à résoudre dans des études futures sont définis.

### Schrifttum

Benninghoff, A.: Hdb. d. mikr. Anatomie des Menschen 6 (1930) 1. — Bucher, O.: Anat. Anz. 95 (1945) 395. — Fleisch: Hdb. d. normalen u. patholog. Physiologie VII 2 (1927) 871. — Goerttler, K.: Morph. Jb. 74 (1934) 550. — Häusler, H.: Naunyn-Schmiedebergs Arch. 172 (1933) 302. — v. Hayek, H.: Z. Anat. 105 (1936) 15. — Hochstetter: Denkschriften der Wiener Akademie der Wissenschaften 106 (1942). — Horstmann, E.: Morph. Jb. 89 (1945) 249. — Marey: zit. n. Fleisch. — Roy: zit. n. Fleisch. — Schultze-Jena: Morph. Jb. 83 (1939) 230. — Triepel: Physikalische Anatomie — Wiesbaden 1902. — Wezler K. u. Böger, A.: Der arterielle Gesamtwiderstand unter verschiedenartigen Sympathicusreizen. Naunyn Schmiedebergs Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. 187 (1937) H. 1. — Wezler, K.: Die Mechanik d. Kreislaufs als Grundlage seiner nervöshormonalen Steuerung. Wiener Arch. f. Inn. Med. 37 (1943). — Mc. William: zit. n. Fleisch.

**Buchbesprechung**

H. Stork, Über Form, Bau, Beanspruchung und Leistung des Knochens  
1947. Verlag F. Enke, Stuttgart. Preis 5,60 DM.

Ausgehend von der Tatsache, daß Orthopädie angewandte Anatomie, mehr als ein anderes Fach der Medizin sei, werden in anschaulicher Weise die Knochenbildung, der Bau und die Eigenschaften (Härte, Druckfestigkeit, Plastizität und Sprödigkeit) des Knochens geschildert. Dann erfolgt eine Darstellung der Knochenbruchheilung mit den neuen Ergebnissen auf diesem Gebiet, schließlich ein Kapitel über Reaktion des Knochens auf besondere Beanspruchung, wobei klinisches Material unter mechanischen Gesichtspunkten analysiert wird. Am Schluß befindet sich eine Aufstellung von Leitsätzen. Das Bestreben ist, die Regeln zu definieren, nach denen der Knochen auf mechanische Einflüsse reagiert. Dabei wird mit Recht betont, eine wie lange Entwicklungszeit der Knochen hat. Unter den Leitsätzen scheint dem Referenten folgender beachtenswert:

„Vermehrtes Längenwachstum innerhalb des Wachstumsalters kann sowohl die Folge einer Inaktivität (vorübergehend), als die Folge einer Aktivität (dauernd) sein. Verringertes Längenwachstum innerhalb des Wachstumsalters kann sowohl die Folge einer Wachstumsbeschleunigung mit frühzeitiger Epiphysenfugenverknöcherung als die Folge einer Wachstumsverzögerung durch Überbeanspruchung sein.“

Indessen glaubt der Referent nicht, daß der Satz „Das Dickenwachstum eines Röhrenknochens geht unter Einwirkung eines ihn beanspruchenden Zuges, der im allgemeinen tangential gerichtet ist“, Anerkennung finden wird.

In der kleinen anregend geschriebenen Schrift werden eigene Ableitungen mit bekannten, theoretischen und praktischen dargeboten. Es soll dadurch die Arbeit der Orthopäden theoretisch unterbaut werden, wie das schon das Ziel W. Rouxs war. Das Buch werden auch Biologen mit Interesse lesen.

Benninghoff

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.  
Direktor: Prof. Dr. K. Goertler*

## Über den Wandbau der großen Venen

*Professor Alfred Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Von

**Alkmar v. Kügelgen**

Mit 10 Textabbildungen

Die vorliegende Untersuchung gilt der Anordnung und dem Zusammenbau der kollagenen, elastischen und muskulären Elemente in den Venenwänden.

### I. Material und Methode

Die meisten Venen stammen von einem Individuum (A), einige von einem zweiten (B). Beide waren kräftig gebaute junge Männer (19 und 21 Jahre alt), beide decapitiert. Die Venen wurden wenige Stunden nach dem Tode entnommen. Im Fall A wurde wie folgt verfahren: Die Vene wurde freigelegt. Dann wurde von Glasstäben aller Dicken derjenige gelinde eingeschoben, der die Vene völlig entfaltete und leicht dehnte. Dann wurde die Vene unter Erhaltung der „Adventitia“ scharf herausgelöst. Im Fall B wurden die Venen ohne Glasstäbe (also collabiert) fixiert. Fixierung in Susa. Nach der Fixierung wurden im Fall A die Glasstäbe herausgezogen. Einbettung in Paraffin, von jeder Vene zwei Blöcke. Ein Block wurde quer, der andere längs, bzw. flach oder schräg geschnitten (10 My). Färbung aller Schnitte einheitlich nach v. Volkmann. Von den meisten Venenstücken wurde außerdem die durch einen Längsschnitt aufgeklappte Wand im Ganzen einer Elastikafärbung unterzogen und zwischen Objektträger und Deckglas in Balsam eingeschlossen.

Alle Präparate wurden vor allem im Polarisationsmikroskop studiert.

Die nachstehende Tabelle zeigt die untersuchten Venen und gibt gleichzeitig die Größenverhältnisse (hierüber siehe unten) an.

(„Q“ = Untersuchung des Querschnittes, „L“ des Längs- oder Flachschnittes, „T“ des Totalpräparates. „Abb.“ = siehe Abbildung.)

Vene	Durchm. des Glas- stabes in mm	Durchm. des Lumens auf dem gefärbt. Schnitt in mm	Wandstärke auf dem gefärbten Querschnitt in My	Unter- sucht wurde	Bemerkungen
I. Fall A (Venen entfaltet)					
1. V. retro- mandibular.	4			L, T	
2. Hautvene v. d. Radialseite d. Unterarms	4	2,9/4,3	109—173	Q, L, T	
3. V. mediana cubiti	3,7	2,4/4,3	215—338	Q, L, T	
4. V. basilica prox. von der Ellbeuge	4	2,8/4,3	208—273	Q, L, T	Abb. 1
5. Eine d. beiden Begleitvenen d. a. brach. vom Oberarm	4	2,7/4,7	143—208	Q, L, T	
6. V. brachialis, proximalstes Stück	7,3	5,6/7,2	182—273	Q, L, T	
7. Eine Begleit- vene des a. circumfl. humeri dors.	4,6	2,7/6,2	130—247	Q, L, T	
8. V. axillaris	7,5	4,7/8,2	91—312	Q, L, T	
9. V. brachioceph. dextra	11,3	7,3/14	a) 70—200 b) 156—312	Q, L	Abb. 2 a) gemessen am photographier- ten Querschnitt b) gemessen an einem anderen Querschnitt der Serie
10. V. brachio- ceph. sinistr.	11			T	
11. V. thoracica interna (= mammaria), stärker gedehnt	2—3	1,9/3,4	61—138	Q, L, T	durch konischen Glasstab ge- dehnt
12. V. thoracica interna, schwäch. ged.	1,5	1,0/1,4	29—134	Q, L, T	



Vene	Durchm. des Glas- stabes in mm	Durchm. des Lumens auf dem gefärbt. Schnitt in mm	Wandstärke auf dem gefärbten Querschnitt in My	Unter- sucht wurde	Bemerkungen
13. V. thoracica longit. dextr. (= azygos), kurz vor der Einmündg. i. d. v. cava cran.	5	3,8/5	131—256	Q, L, T	
14. V. cava cran., mittlere Strecke	nicht gemes- sen	ca. 17/21 (Quer- schnitt nicht vollst.)	a) 686—780 b) 260—351	Q, L	Wandstärke a) = incl. ad- ventitieller Herzmuskulatur b) = excl. adv. Herzmuskulatur
15. Eine V. pulm. sin.	7,4			L, T	
16. Eine andere V. pulmonalis sinistra	11,5	10,5/12	a) 637—1222 b) 169—968	Q	a) = incl. adv. Herzmuskulatur, b) = excl. adv. Herzmuskulatur
17. Eine Begleit- vene der art. plantar. fib. aus dem canal. malleolaris	2,5	1,3/2,9	30—90	Q, L, T	
18. Eine Haut- vene v. Fuß- rücken	1,3	1,1/1,6	243—364	Q, L, T	
19. Eine Begleit- vene der art. dors. pedis, innen vom lig. crucif.	1	1,0/1,2	156—195	Q, L, T	Abb. 6
20. Beide Begleit- venen der a. tib. ant. bzw. der a. dors. ped. in Höhe des lig. trans. oberhalb der Knöchel	1,2	a) 1,0/1,3 b) 0,6/0,8	a) 100—220 b) 143—208	a) Q, L, T b) Q	Glasstab nur in einer von beiden

Vene	Durchm. des Glas- stabes in mm	Durchm. des Lumens auf dem gef�rbt. Schnitt in mm	Wandst�rke auf dem gef�rbten Querschnitt in My	Unter- sucht wurde	Bemerkungen
21. Eine Begleit- vene der art. tib. ant. aus der Mitte des Unterschenkels		0,6/1,0	100—200	Q, L, T	Vene nicht durch Glasstab ent- faltet
22. Eine Begleit- vene der art. tibial. post.	2,8	2,2/3,2	90—208	Q, L, T	
23. V. saph. magn. von d. Mitte d. Unterschenkels	2,6	1,9/2,7	50—90	Q, L, T	
24. V. poplitea	7,2	5,6/7,0	100—390	Q, L, T	Abb. 7
25. V. femoralis	7,5	6,2/7,1	100—420	Q, L, T	Abb. 8
26. V. saph. magn. vom oberen Drittel des Oberschenkels	4,6	4,0/4,6	130—450	Q, L, T	Abb. 3
27. V. ilica comm. sinistra unmit- telbar proximal von ihrer Teilung	15,5	13/19	118—325	Q, L, T	
28. V. ilica comm. dextra	11,2	6,8/15	130—440	Q, L, T	
29. V. cava caud. unmittelbar proximal von ihrer Teilung	20	17,5/21,6	200—300	Q, L, T	
30. V. cava caud., craniales Ende, unmittelbar caudal von der Einm�ndung d. Vv. hepaticae	14	nicht gemes- sen, da nur Teil d. Quer- schnitts einge- bettet	600	Q, L, T	
31. V. dorsalis penis aus der Mitte der pars pendula	1,3—2,2	1,0/2,1	78—195	Q, L, T	durch konischen Glasstab gedehnt

Vene	Durchm. des Glas- stabes in mm	Durchm. des Lumens auf dem gefärbt. Schnitt in mm	Wandstärke auf dem gefärbten Querschnitt in My	Unter- sucht wurde	Bemerkungen
32. Eine V. spermatica, aus der Mitte der Bauchhöhlens- strecke	1,3	1,2/1,4	32—96	Q, L, T	
33. V. renalis dextra	7,3	4,9/7,2	32(!)—150	Q, L, T	
34. V. renalis sinistra	6,8	4,4/7,1	200—470	Q, L, T	
35. V. mesent. caud.	4,6	2,3/5,7	100—150	Q, L, T	
36. V. coran. ventriculi	1,5—2,1	1,0/2,5	48/96	Q, L, T	durch konischen Glasstab gedehnt
37. V. lienalis	6,7	4,8/7,8	85—180	Q, L, T	
38. V. portae	11	8,3/12,6	280—670	Q, L, T	

## II. Fall B (Venen nicht entfaltet)

39. V. angularis				L	
40. V. cephalica			208—338	Q, L	
41. V. subclavia			403—639	Q, L	
42. Hautvene v. Fußbrücken	0,5/0,7	a) 598 b) 416		Q, L	a) = incl. der „Intimawülste“ b) = in den Rin- nen zwischen d. „Intimawülsten“
43. V. saph. magn. vom distalen Ende d. Ober- schenkelstrecke	0,6/1,0 <sup>1</sup>	a) 871 b) 494		Q, L	a) = incl. der Intimawülste b) = in der Rin- ne zwischen zwei Intimawülsten
44. V. saph. magn. von ihrem prox. Ende am Ober- schenkel	0,4/1,4 <sup>2</sup>	300—1200(!)		Q, L	Abb. 4 u. 5

<sup>1</sup> Lumen gemessen von Kuppe eines Intimawulstes zum gegenüberliegenden.<sup>2</sup> Lumen gemessen wie bei Nr. 42.

## II. Befunde

### 1. Bauplan und Elemente

Wenn man aus der großen Mannigfaltigkeit das Gemeinsame herauszieht, so bleibt für alle Venen folgendes übrig:

Elastische Stäbe bilden Längsnetze sehr schmaler Maschen. Die Maschen hängen radial und tangential zusammen. So ergibt sich ein vorwiegend longitudinales Continuum. Die Hauptrichtung der Elastika ist nie genau Längsachsen-parallel, sondern leicht geneigt von innen nach außen (oder umgekehrt). Die elastischen Stäbe sind außen am dicksten, die Maschen außen am größten. In der „Intima“ verdünnen sich die Stäbe und verfeinern sich die Maschen. Doch überwiegt auch in der „Intima“ immer die Längsrichtung.

Von diesen Längsstäben gehen sehr viel feinere Querfasern ab, die dann weiter so verlaufen, wie die Muskeln oder die kollagenen Bündel. Die meisten dieser sehr zarten Querfasern laufen tangential, einige auch radiär.

Wenn die Venen voll entfaltet und leicht gedehnt sind, erweisen sich diese zarten Tangential- (bzw. Zirkulär-)fasern als gestreckt, in kollabierten Venen gestaucht und geschlängelt. (Die dicken Längsfasern pflegen auch in kollabierten Venen gestreckt zu bleiben.)

Die zarten Querfasern biegen von den dicken elastischen Längsfasern plötzlich ab. Das ergibt kurze elastische „Haken“, die für die Venenwände sehr bezeichnend sind (vgl. Abb. 5). Nur an den wenigsten der zarten Quer- (oder Radiär-)fasern hängen elastische Muskelsehnen. Elastische Sehnen scheinen in der Venenwand selten zu sein (s. u.). Daher kommen elastisch-muskulöse Systeme in der Venenwand auch nur selten vor. Die meisten der zarten elastischen Querfasern begleiten leicht geschlängelt die gestreckten Muskelfasern und enden offenbar in feinsten Aufteilung im Gitterfasersystem. (Dieser Punkt ließ sich an Hand unserer Präparate noch nicht klären.)

Die Hauptmasse aller Venenwände besteht aus kollagenen Faserbündeln, vorwiegend in der Form von Bändern. Diese Bänder sind immer räumlich verflochten, häufig umeinander torquiert und kreuzen sich in allen Richtungen des Raumes.

Voneinander abgrenzbare „Schichten“ sind im Bereich des kollagenen Bindegewebes der Venenwand nirgends nachweisbar. (Es erscheint uns daher nicht angemessen, die kollagene Struktur an Hand von sog. Häutchenpräparaten der Venenwand analysieren zu



wollen.) Nie sind die kollagenen Bündel rein zirkulär oder longitudinal, sondern immer schräg (spiralig). So entsteht ein räumliches kollagenes Maschenwerk. Weil die kollagenen Faserzüge immer schräg verlaufen, sieht man die längsten Strecken ungeschnittener Bündel auf den Schrägschnitten, nicht auf den Quer- oder Längsschnitten der Venenwand.

Die Winkel, unter denen sich die kollagenen Bänder kreuzen, sind in einer bestimmten Vene und in einem bestimmten Dehnungszustand der Wand dieser Vene von erstaunlicher Gleichmäßigkeit. Das zeigt sich besonders bei der Durchleuchtung der ganzen Wand an den ungeschnittenen Totalpräparaten im Polarisationsmikroskop. Die Form der kollagenen Maschen ist quadratisch oder rhombisch.

Diese Gleichmäßigkeit der Maschen ist um so merkwürdiger, als die kollagenen Bänder ja niemals Venenachsen-parallel ziehen. Das Gleichmaß der Maschen erklärt sich jedoch aus der „Harmonie der Phasen“ in der kollagenen Wellung:

Der Charakter der Wellung der kollagenen Faserbündel spielt offenbar eine bedeutende Rolle in der Venenwand. Außer in künstlich stark gedehnten Stellen der Venenwände war die Welltheit immer zu sehen. An vielen Stellen verschiedener Venen war sowohl an Schnitten verschiedener Orientierung wie an den Totalpräparaten im Hinblick auf die kollagenen Wellen folgendes zu erkennen (vgl. Abb. 9):

1. „Amplitude“ und „Wellenlänge“ der „kollagenen Wellen“ nehmen von innen nach außen stetig zu, von außen nach innen stetig ab. In der Wand der v. cava caudal. verhalten sich z. B. beide Dimensionen von „Intima“ zu „Adventitia“ wie 1:4.

2. Benachbarte Wellen verschiedener kollagener Faserbündel haben unabhängig von der Richtung des betreffenden Bündels im Raum und unabhängig von der Torsion der Bündel umeinander stets die gleiche „Phase“ (im Sinne der physikalischen Wellenlehre), d. h. die Wellenberge sind Bergen benachbart, die Täler Tälern usw. Um hierzu ein Bild zu gebrauchen: Die optische Ebene einer bestimmten Einstellung des Präparates sei eine sturmbewegte Wasserfläche. Diese Fläche zeigt dann nirgends „Brecher“, sondern überall harmonisch schwingende Wellen ohne „Knoten“. Oder man kann die Sache auch wie folgt ausdrücken: Die in allen Richtungen des Raumes gewissermaßen lose aufgehängten kollagenen Bänder sind (betrachtet auf einem Venen-Querschnitt) wie stehende

Transversalwellen geformt, die von einem Punkt im Zentrum des Venenlumens aus stetig an Frequenz abnehmen, an Länge und Amplitude zunehmen. Die Wellen schwingen zwar in verschiedenen Ebenen, aber die Neigungen dieser Ebenen nehmen von einem Wellenzug zum benachbarten nur um einen geringen Betrag zu oder ab.

Phase, Amplitude und Länge der Wellen sind also nur vom Abstand zur Mitte des Lumens der Vene abhängig, nicht aber vom Verlauf der kollagenen Faserbündel. Dies scheint uns bemerkenswert. Einmal auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden, haben wir sie in vielen Präparaten gefunden. Ob Ähnliches für andere kollagene Systeme gelte, ist uns nicht bekannt. (Die Wellung der Skelettmuskel-Sehnen ist anderer Natur.)

Die stetige Abwandlung der kollagenen Wellen und die „Harmonie der Phase“ hört in den äußeren, lockeren Schichten der „Adventitia“ auf, dort, wo sie in die Umgebung übergeht. Am Charakter der Wellung des kollagenen Bindegewebes erkennt man so am leichtesten, wo die äußere Grenze des Venenwand-Rohres liegt, und wo die „Verspannungen“ usw. beginnen.

Das kollagene Bindegewebe ist in den mittleren und äußeren Lagen der Venenwände immer auffällig grob gebündelt. Die Bündel haben öfter Band- als Fadenform. Nie laufen Bündel längere Strecken unverzweigt. Der Zusammenhang ist vielmehr ähnlich netzartig wie der Verlauf der Herzmuskulatur. Außerdem kommen recht häufig Übergänge einzelner Züge von einer Strichrichtung in die dazu (schräg oder senkrecht) gekreuzte Richtung vor, wobei die gleiche „Phase“ (s. o.) eingehalten wird (vgl. Abb. 9 im Sektor „D“).

Wir haben also im kollagenen Bindegewebe der Venenwand ein Element von strenger Ordnung vor uns, einer Ordnung, die aber weniger in mechanischen Zugeinrichtungen und regelmäßigen Strukturen als in stetig abgestufter „Resonanz“ oder Formelastizität des kollagenen Materials zum Ausdruck kommt. Die mechanische Erklärung des beschriebenen Wellencharakters dürfte in submikroskopische Bereiche führen. Ebenso liegt seine funktionelle Bedeutung für uns noch im Dunkeln.

Die Muskulatur ist in der Venenwand sehr verschieden ausgeprägt und sehr verschieden angeordnet. Gemeinsam für alle Venen ist hinsichtlich der Muskulatur folgendes: Nirgends gibt es rein zirkulär, nirgends rein longitudinal, nirgends auf größere

Bereiche sich erstreckende parallel verlaufende Muskelbündel. Fast überall sind Kreuzungen und Schräg- (bzw. Spiral-)züge zu sehen, fast überall Übergänge und Zusammenhänge der Bündel ineinander, so daß sich als typisch durchlaufende Muskelbandketten wechselnder Neigung ergeben.

Die Grundform des Muskelbündels in der Venenwand ist nicht wie in der Arterie ein „Kasten“ oder eine „Wurst“ oder Spindel, sondern ein breites flaches Band. Rundliche Muskelbündel sind selten. (Sie kommen z. B. in den äußeren Lagen der Nierenvenen vor.) Wenn die dünn ausstrahlenden Enden der Muskelbänder im Schnitt liegen, sieht man, wie immer ein Muskelband dem nächsten sozusagen die Fingerspitzen reicht. Elastische Sehnen zwischen den Muskelbündeln haben wir nie gesehen. Dagegen feinste, im Polarisationsmikroskop bei starker Vergrößerung doppelt lichtbrechende Fäden, die im gefärbten Präparat und bei gewöhnlichem Licht nicht die Färbung der Muskulatur (rot) zeigen. Es muß sich also wohl um Kollagen oder um glatte Muskelsubstanz handeln und kann sich nicht (wegen der Doppelbrechung) um Gitterfaserstrukturen und nicht um Elastica handeln.

An den gleichen Stellen, wo die Muskelbündel aufsplintern und die glatten Muskelfasern fein auslaufen, ist das kollagene Bindegewebe regelmäßig zart, faserarm und kernreich.

Entsprechend diesen in jedem Präparat auffindbaren Ausstrahlungen eines Muskelbündels in ein anderes nehmen wir an, daß auch die Muskulatur der Venenwand in weiten Bereichen ein Kontinuum darstelle.

In fast allen Venen laufen die Muskelspiralen außen steiler als in den mittleren Lagen. Eine Verankerung des äußeren Beginns dieser Spiralen im Kollagen der „Adventitia“ oder in ihrer Elastica konnten wir nirgends entdecken. Die mechanisch zu fordernde Verbindung muß hier durch Strukturen in der Größenordnung der Gitterfasern bewerkstelligt werden, welche Größenordnung wir noch nicht untersucht haben.

Die Muskelspiralen enden innen in der Nähe des zarten elastischen Längsnetzes der „Intima“. Die Endstrecken der Muskelfasern kreuzen dort in den innersten Bereichen fast immer die zarten elastischen innersten Längsnetze. Diese Kreuzung ist in allen Flach- und Schrägschnitten, soweit diese ins Lumen reichen, deutlich im Polarisationsmikroskop zu erkennen, da die elastischen Fasern in allen Azimuten dunkel bleiben, die feinen Endfäden

der Muskelfasern jedoch zwischen gekreuzten Nikols aufleuchten. Nur in wenigen Venen gibt es innere, diesen inneren elastischen Fasern in der Richtung stärker zugeneigte (steil-schräge) Muskelfasern. Die Ausläufer der Muskelfasern an der „Intima“ sind, soweit sie mikroskopisch sichtbar sind, wie schon gesagt, doppelbrechend.

Ob sie an den elastischen Fasern verankert sind, können wir also vorläufig nicht sagen. An manchen Flachschnitten ist zu sehen, wie sich die doppelbrechenden, hell-leuchtenden Muskelendfäden im nicht mehr doppelbrechenden Zellsystem des zartesten subendothelialen Bindegewebes verlieren, nachdem sie kurz vorher, etwas weiter außen in der Wand, die innerste elastische Lage durchsetzt und deren Fasern gekreuzt haben.

Verbindungen von glatten Muskelfasern mit Hilfe elastischer Sehnen zum elastischen System, wie sie in den Arterienwänden so häufig sind, kommen in den Venenwänden nur selten vor (z. B. in der v. brachialis gefunden).

Kollagen, Elastika und Muskulatur sind in der Venenwand in ganz charakteristischer Weise zusammengebaut: Das lockere Kollagen-Maschenwerk ist um die spiraligen Muskelbänder herumgeflochten, wie um ein in einen Weidenkorb eingeflochtenes Band-eisenstück. Die elastischen Fasern wiederum durchsetzen die kollagenen Bezirke. Dabei legen sie sich zwar oft eng den Muskelbändern an (die sie im allgemeinen etwa senkrecht kreuzen), durchsetzen aber nie die Muskelbündel, so daß innerhalb der Muskelfelder die Schnitte niemals gröbere elastische Fasern zeigen. Das ist an den Querschnitten (vgl. die Abbildungen) gut festzustellen. In der leicht gedehnten Vene sind Elastika und Muskulatur gestreckt, das Kollagen ist etwa sinuskurvenartig gewellt. Das Ausweichen besorgen die kollagenen Systeme, deren Bündel sich ja überall aufsplintern und wieder vereinigen und die von einer Verlaufsrichtung in andere umschwingen (s. o.).

Weil alle drei Elemente in der Venenwand relativ grob sind, ergeben sich viel deutlichere Faserverlaufbilder als in der Arterie. Das wird noch verstärkt durch die optisch leeren Spalten, die im Schnittpräparat die Kollagen- und Muskelbündel vielfach fein umziehen, obwohl die Schrumpfung in unseren Präparaten infolge der Fixierung der auf einen Stab aufgezoogene Vene gering war (vgl. in der obigen Tabelle die Lumendurchmesserwerte der frischen Venen mit denjenigen der eingebetteten Präparate). Wir



nehmen daher an, daß diesen regelmäßig auftretenden Lücken vorgebildete Räume entsprechen, die in vivo mit flüssiger Bindegewebsgrundsubstanz erfüllt gewesen und als Gleitschichten gedient haben mögen. Solche Gleitschichten müssen notwendig gefordert werden: Vergleicht man z. B. ein kontrahiertes und ein gedehntes Stück der gleichen Vene, so sieht man, wie sich die Elemente und Strukturen erheblich gegeneinander verlagert haben. Das ist von vornherein zu vermuten, weil deutlich getrennte „Schichten“ in der Venenwand fehlen, weil sich vielmehr mechanisch verschiedene und verschiedenartig bewegliche Elemente gegeneinander verschieben.

Wenn man an den Venen die von den Arterien her gewohnte Schichteneinteilung anwenden will, tut man fast allen Venen Gewalt an. Daher setzen wir im vorliegenden Aufsatz die Termini „Adventitia“, „Media“ und „Intima“ in Anführungszeichen. Sie sollen nur formelhaft bedeuten, daß äußere, mittlere oder innere Bereiche der Venenwand gemeint sind.

Die Eigenheiten des Bauplans der Venen werden besonders deutlich, wenn man sie dem Bauplan der Arterien gegenüberstellt:

Arterie:	Vene:
Struktur fein, dicht und fest. Querstruktur überwiegt.	Struktur grob und locker. Längsstruktur überwiegt.
Elastika und Muskulatur bilden gemeinsame Systeme und liegen in einer Richtung.	Elastika und Muskulatur bilden getrennte Systeme und liegen in verschiedener, aufeinander senkrechter Richtung.
Hauptmasse der Wand besteht aus Elastika und Muskulatur.	Hauptmasse der Wand besteht in vielen Venen aus Kollagen.
Elastika bildet oft breite Bänder und Membranen.	Elastika bildet nie Membranen, höchstens breitere Bänder, meist drehrunde oder abgeflachte Stäbe.
Deutlich verschiedene funktionelle Schichten.	Von „Intima“ bis „Adventitia“ Durchflechtung aller drei Elemente (Elastika, Kollagen, Muskulatur) in allmählich zu und abnehmender Dichte und Stärke.
Einbau-Konstruktionen nicht entscheidend. Arterienrohr ein abgeschlossenes funktionelles System.	Einbau-Konstruktionen von entscheidender Bedeutung: Puncta fixa usw. für die Strukturen der Wand z. T. außerhalb des Venenrohres. Funktionelles und mechanisches System „Vene“ greift über die Wand des eigentlichen Venenrohres hinaus (vgl. unten).

## 2. Konstruktion

Während sich unter Arterien zwanglos bestimmte Typen, entsprechend dem Innendruck und dem Abstand vom Herzen, unterscheiden lassen (elastischer und muskulöser Typ usw., vgl. Benninghof in v. Möllendorffs Handbuch), ist das bei den Venen unmöglich. Die Konstruktion jeder Vene ist nur verständlich aus ihrer besonderen Lage, aus ihrem Einbau, aus den Bedingungen der vorgeschalteten Organe, aus ihrer Lage in Körperhöhlen oder Gliedmaßen usw. Die Konstruktionen der Venen sind von überraschender Vielfalt. Es ist bei den Venen ganz unmöglich, allein aus dem Querschnitt die Konstruktion zu erschließen, während das bei den Arterien allenfalls angeht, sofern man die allgemeinen Prinzipien der Arterienkonstruktion beherrscht. (Einzelheiten siehe unten bei Besprechungen der einzelnen Venen.)

Einige gemeinsame Prinzipien der Venenkonstruktionen lassen sich trotzdem angeben:

a) „Seiten-Verwindung“ (transversale Asymmetrie): Wir haben keine Vene gefunden, die auf dem Querschnitt streng radiär oder auch nur einachsig symmetrisch gewesen wäre. Zwar sind in den drei mechanischen Systemen (Kollagen, Elastika, Muskulatur) fast immer gekreuzte Spiralzüge nachweisbar; aber die beiden Kreuz-Schenkel sind fast immer sowohl verschieden mächtig (oder verschieden reich), wie auch verschieden steil geneigt. Manchmal (besonders beim Kollagen) ist ganz überwiegend nur die eine Windungsrichtung ausgeprägt (z. B. gibt es viele starke Faserbündel, die steil-schräg von links oben außen nach rechts unten innen verlaufen, dagegen nur wenige und schwache, die flach-schräg von rechts oben außen nach links unten innen ziehen).

b) „Polarer Bau“: Auch auf dem Längsschnitt verlaufen in keiner der von uns untersuchten Venen die elastischen, kollagenen und muskulären Elemente rein Längsachsen-parallel, sondern immer schräg, d. h. sie durchsetzen die Wand z. B. von außen proximal nach innen distal. Dies gilt für alle sog. Längsmuskeln und ist am auffälligsten bei den starken elastischen Längsfasern, die ja auf den nach v. Volkmann gefärbten Präparaten das Bild beherrschen: Unter den elastischen Längsfasern gibt es nie gleichstarke schräg von außen nach innen, und zu diesen gekreuzte von innen nach außen ziehende Fasern. Meist ist überhaupt nur die eine Richtung vertreten.

Da dieser Befund nicht von vornherein erwartet wurde, haben wir leider versäumt, distale und proximale Enden der Längsschnitte und der Totalpräparate zu unterscheiden und nur die Längsachsen als solche bezeichnet. (Die polare Orientierung wird von uns an weiterem Material untersucht.)

In den soeben unter a und b geschilderten Verhältnissen ist bereits eine räumliche Asymmetrie des Kollagens enthalten: Sehr oft stehen die Diagonalen der (quadratischen oder rhombischen) kollagenen Maschen nämlich nicht parallel zur Längsachse der Vene, sondern geneigt zu ihr. (Es sind aber immer alle benachbarten Maschen im gleichen Sinne geneigt und von gleicher Form, s. o.). Außerdem ist oft, wie schon soeben unter a gesagt, deutlich die eine Komponente (entweder die flachere oder die steilere) stärker als die andere. Sogar die Dicke der Bündel kann in beiden Komponenten deutlich verschieden sein (wobei jedoch innerhalb jeder der beiden Komponenten die Dicke der Faserbündel ziemlich gleichmäßig in benachbarten parallelen Bündeln ist, und dies wiederum, obwohl überall Faserzüge absplitteln und Bündel neu zusammentreten).

Wenn die Diagonalen der quadratischen oder rhombischen Kollagenmaschen gegen die Längsachse der Vene geneigt sind, so bedeutet das wiederum nichts anderes als daß die beiden Kreuzschenkel in verschieden stark geneigten Spiralen verlaufen (s. o.).

c) Ungleichmäßigkeit der Verteilung der Elemente auf dem Querschnitt: Wir haben keine Vene finden können, die in allen Radien des Querschnittes gleichmäßige Wandstärke gehabt hätte (vgl. die Maße der Tabelle: es ist jeweils die dünnste und dickste Stelle der Wand auf einem Querschnitt gemessen). Diese Ungleichmäßigkeit ist einmal „harmonischer“ Art, indem in einem Sektor alle Elemente gleichzeitig dünner bzw. spärlicher sind, in anderen Fällen geht sie auf Kosten von Verstärkungszügen die an vielen Venen wie Bänder oder gespreizte Fächer von außen in die Wand einstrahlen und sie umschrieben verdicken. Diese Verstärkungszüge können rein muskulär oder auch aus mehreren Elementen gemischt sein. Es handelt sich hauptsächlich um Aufhänge- und Verspannungszüge, die aus der Umgebung der Vene in die Venenwand einstrahlen. (Ihre Konstruktion wird bei der Untersuchung des Einbaus der Venen, mit welcher wir noch beschäftigt sind, an anderer Stelle besprochen werden.)

### 3. Entfaltung, Dehnung, Kontraktion

Bekanntlich sind die Hautvenen, die großen Bauchvenen und andere bei normalem Füllungszustand von abgeplatteter (elliptischer) und nicht von kreisrunder Querschnittsform. Die meisten unserer Venen (Fall A, s. Tabelle) wurden rund entfaltet fixiert. Bei der Einbettung in Paraffin platteten sie sich wieder etwas ab. Dies kommt in den Maßen für das Lumen des Querschnitts auf dem Präparat in der Tabelle zum Ausdruck: Die Zahlen bedeuten die beiden Durchmesser der Ellipse des Querschnittes.

Bei den Arterien kann man (R. W. Heß im Handbuch d. Norm. u. Path. Physiologie) mathematisch fassen, wie der Gesamtquerschnitt vom Herzen nach der Peripherie zunimmt. Bei den Venen geht das nicht. Wir haben für die großen Venen Entsprechendes durchgerechnet, können das an dieser Stelle aber nicht ausführen.

Bei natürlich kollabierten Venen werden die Muskelbänder von den queren elastischen Fasern zusammengestaucht, die engen Längsmaschen der elastischen Längsstäbe werden noch enger, die innersten zarten Schichten werden in Form von Längswülsten ins Lumen hereingezogen. Das Lumen ist auf dem Schnitt sternförmig unregelmäßig. (Das gilt vor allem für muskelreiche Venen, z. B. die V. saphena magna. An den muskelreichen Venen sind diese Veränderungen an nicht gedehnten Objekten auch noch durch die postmortale Muskelkontraktion verstärkt.) Die innersten elastischen Längsstäbe legen sich so eng zusammen, daß manchmal der Eindruck einer „Elastica interna“ im Sinne einer geschlossenen Haut (wie bei den Arterien) entsteht. Eine solche ist aber nie (als membranöses Gebilde) vorhanden, wie man besonders auf den Flachschnitten leicht gedehnter Venen sehen kann.

Es scheint uns wichtig, hervorzuheben, daß es die üblichen Querschnittsbilder der Venen (fixiert im Zustand natürlichen Kollapses) sehr schwierig machen, konstruktive und strukturelle Zusammenhänge zu erkennen.

Vergleicht man dagegen die Quer- und Längsschnitte einerseits entfalteter, gedehnter und andererseits kollabierter (und kontrahierter) Venen miteinander, so ergibt sich nicht nur ein beträchtlicher Unterschied in der Wanddicke, sondern auch eine Umordnung der Elemente in der Wand. Das gilt besonders für die in den inneren Längswülsten kontrahierter Venen nun mehr oder weniger radiär gestellten Kollagenbündel (Näheres s. unten unter „einzelne Venen“ bei der v. saphena).



Wenn man die Maße von Lumen und Wandstärke der gleichen Venen kontrahiert und gedehnt, in Beziehung setzt, so ergibt sich, daß die Wandstärke nicht proportional zum Lumen zu- oder abnimmt (vgl. z. B. in der Tabelle die Nr. 20 — v. tibialis ant. — a und b). Die Venenwand verhält sich bei Dehnung der Vene (ebenso wie die Arterie, vgl. Fischer, Freiburg 1950, Festschrift für A. Benninghoff) also nicht wie ein homogener Gummischlauch. Vielmehr läßt schon dieses Verhalten der Maße darauf schließen, daß sich die Elemente der Venenwand erheblich verlagern und umstellen müssen, wenn die Vene weiter oder enger wird. Diese Umstellungen sind denn auch ohne weiteres zu sehen, wenn man entsprechende Schnitte vergleicht.

Auch die Wellen der kollagenen Fasern sehen verschieden aus, je nachdem die Vene gedehnt oder kontrahiert ist. (Wir erinnern hierzu an analoge Beobachtungen von Wallraff am Herzbeutel und von Nauck an der Sehne.) In kontrahierten Venen haben die kollagenen Wellen eine wesentlich größere Amplitude als in gedehnten (bei gleicher Wellenlänge). In leicht gedehnten Venen haben die kollagenen Wellen die Form flacher Sinuskurven, in kontrahierten unter Umständen die Form von gebogenen Mäanderlinien. Solche Mäander beruhen nicht auf örtlicher Stauchung, sondern müssen in der Natur der einzelnen kollagenen Fibrille liegen; denn diese mäandrischen Kurven sind ebenso proportioniert und „phasenharmonisch“, wie wir es oben für die kollagene Wellung der Venenwand allgemein beschrieben. (Über die mit der kollagenen Wellung in der Venenwand zusammenhängenden Erscheinungen und Gesetzmäßigkeiten werden wir uns an anderer Stelle ausführlicher äußern.)

#### 4. Dimensionen

An den großen Arterien ist das Verhältnis von Lumen, Wandstärke und Innendruck mathematisch zu fassen. Lumen und Wandstärke verändern sich vom Herzen nach der Peripherie stetig und gesetzmäßig.

Die Druckverhältnisse im Venensystem sind bekanntlich sehr wechselnd und noch weitgehend unbekannt. Wir haben die Durchmesserwerte und Wandstärken zusammengestellt und durchgerechnet (was wir an dieser Stelle nicht ausführen können). Dabei ergab sich nicht ein einziges Gesetz, sondern mindestens eine Schar von Regeln und Typen. Einige Ergebnisse dieser Betracht-

tungen, soweit sie auf den Wandbau der Venen Bezug haben, seien hier angeführt (vgl. hierzu die Maße in der obenstehenden Tabelle und die Abbildungen).

In den Dimensionen vergleichbar sind überhaupt nur Venen ähnlicher Konstruktion, z. B. Venen, die vorwiegend „zirkuläre“ bzw. transversal-spiralige Muskulatur haben. Das gilt z. B. für alle Hautvenen sowie für die hydrostatisch belasteten Venen der unteren Extremität. Die Hautvenen sind mit ihrer starken Muskulatur offenbar darauf eingerichtet, sich sehr wechselnder Füllung aktiv anzupassen. Dies trifft für die Unterarmvenen ebenso wie für die Unterschenkelvenen zu. Auffällig ist, daß die mit Arterien gekoppelten tiefen Venen („arterio-venöse Koppelung“ vgl. H. Schade 1936 im Archiv für Kreislaufforschung) durchweg trotz vielfach größeren Lumens eine relativ und z. T. sogar absolut dünnere Wand und Muskulatur haben als die in der gleichen Körperregion liegenden Hautvenen. (Die Hautvenen müssen den vollen hydrostatischen Druck aushalten, während die mit Arterien gekoppelten tiefen Venen nach der Auffassung von H. Schade „abgemolken“ werden.)

Der Vergleich der Wandstärke der großen, vorwiegend kollagen-elastischen Venen (z. B. Vv. cavae, ilicae communes, brachio-cephalicae) mit derjenigen der ringmuskelreichen ist wegen der ganz verschiedenen Konstruktion unfruchtbar. Das gleiche gilt für die Verhältnisse zwischen Cavasystem in der Rückwand der Bauchhöhle und Portalsystem. Die Mesenterialvenen sind anders konstruiert und vor allem anders verspannt als die Zuflüsse der Hohlvene gleichen Kalibers, so daß es keine brauchbaren funktionellen Einsichten gibt, wenn man nur auf Grund der Wandstärke Betrachtungen über den etwaigen Innendruck usw. anstellt.

Die großen Körperhöhlenvenen sind zwar in der Längsrichtung gespannt, in der Querrichtung aber schlaff. Weil ihr Querschnitt oft abgeplattet ist, haben sie eine große „Füllungsreserve“. Ihre Wand wird erst dann zirkulär gespannt, wenn sie zylindrisch rund und „vollgelaufen“ sind (z. B. bei Stauung infolge Herzinsuffizienz). Dann erst dürfte das kollagene Gerüst unter Spannung geraten und seine Maschen mit Rückwirkung auf die andern Elemente verzogen werden. Bei den ringmuskelreichen Venen besonders der Haut muß das kollagene Gerüst viel öfter und nachhaltiger durch den wechselnden Tonus und Kontraktionszustand der Muskulatur umgestellt werden.

Bei den ringmuskelschwachen Venen liegen also sicherlich ganz andere und nicht nur quantitativ verschiedene Beanspruchungen vor als bei den ringmuskelreichen usw.

Wie verweisen im übrigen zu der Frage der Beziehung zwischen Dimension und Konstruktion auf unsere Tabelle und auf unsere Abbildungen, die alle im gleichen Maßstab vergrößert sind (130-fach), so daß sie einen anschaulichen unmittelbaren Vergleich erlauben.

### 5. Verhältnis von Wandbau und Einbau

Aus der Physiologie und Mechanik der Venenseite des Kreislaufes ergibt sich, daß die Venen in viel stärkerem Maße als die Arterien äußeren Kräften unterworfen sind (Schwerewirkung [Hydrostatik], Druck und Zug von Nachbarorganen [Muskeln, Faszien, Atemverschiebungen] usw.). Das hängt mit dem im allgemeinen niedrigeren Betriebsdruck der Venen und mit ihrer nachgiebigeren und im allgemeinen dünneren Wand zusammen. (Genaueres können wir an dieser Stelle nicht ausführen.)

Es liegt also auf der Hand, welche wichtige Rolle für die Funktion der Venen ihre Befestigung und die Verbindung oder Verspannung ihrer Wände mit den benachbarten Organen (z. B. Faszien, Muskeln) spielen müssen. Makroskopisch sind diese Zusammenhänge für einzelne Venen schon beschrieben (W. Braune, W. Schulze, T. v. Lanz und Schüler).

Mikroskopisch sind, soweit wir sehen, diese Einbau-Konstruktionen an den großen Venen unter dem Gesichtspunkt ihrer funktionellen Bedeutung noch nicht zusammenhängend und genauer untersucht. (Nur Freerksen hat eine diesbezügliche Studie über die Hautvenen an Unterarm und Hand vorgelegt.)

Wir haben daher angefangen, diesen Verhältnissen planmäßig nachzuforschen und können an dieser Stelle hierüber schon folgendes mitteilen:

„Verspannungszüge“ spielen eine besonders wichtige Rolle an den großen rumpfnahen Venenstämmen und da wieder eine wichtigere in der oberen als in der unteren Körperhälfte: Vv. axillares, subclaviae, jugulares internae, femorales. Die tiefen, mit Arterien gekoppelten Venen („Begleitvenen“) der Gliedmaßen haben andere Verbindungen mit der Umgebung als die für sich verlaufenden subkutanen Venen. Die Stellen, an denen die supra-faszialen, subkutanen Venen unter die Gliedmaßenfaszien untertauchen (infra-

faszial werden), zeichnen sich durch besondere Konstruktionen aus. Die Gelenkstrecken der großen Venen (z. B. v. poplitea) sind z. T. lockerer und verschieblicher befestigt als die gelenkfernen Strecken usw.

Teils laufen die Venen mit den Arterien zusammen in bindegewebigen gemeinsamen Gefäßscheiden, teils auch einzeln. Die Verspannungszüge usw. können sowohl die Wandschichten der Venen einstrahlen, teils auch schon an den für Arterie und Vene gemeinsamen Gefäßscheiden enden.

Die histologischen Elemente der Verspannungszüge sind sehr verschieden. Alle drei mechanischen Systeme (Kollagen, Elastika, Muskulatur) können beteiligt sein, oder eines davon kann überwiegen. Die Unterschiede sind selbst an genau entsprechenden Punkten der gleichen Venen zwischen einzelnen Menschen sehr verschieden.

Die Einbau-Konstruktionen sind mindestens ebenso mannigfaltig wie die Wandbau-Konstruktionen der Venen.

Die z. T. beträchtlichen Asymmetrien und Unregelmäßigkeiten im Wandbau und in der Wandstärke der Venen sind zu einem großen Teil darauf zurückzuführen, daß (wie oben schon gesagt) die „Verspannungszüge“ in begrenzte Teile der Venenwand einstrahlen. Sie setzen sich dann innerhalb der Wand in das elastische oder muskuläre Wandkontinuum fort. Sie hören, wenn sie überhaupt die eigentliche Venenwand erreichen, niemals etwa schon in der „Adventitia“ auf.

In unsern Totalpräparaten der Venenwände fielen uns besonders solche Verspannungs-Muskelbündel auf, deren Stiele (bei der Gewinnung der Präparate) außen abgeschnitten waren und die sich dann unbegrenzt in das Wandmuskel-System fortsetzten.

Während die Arterien mechanisch weitgehend selbständige Gebilde sind, die ihre Festigkeit vom Innendruck erhalten und in denen die *Puncta fixa* für die Muskelwirkungen innerhalb der Wand selbst zu suchen sind, müssen die Befestigungspunkte für die Strukturelemente der großen Venen und die Widerlager für ihre Muskelkontraktionen weitgehend außerhalb der eigentlichen Venenwand gesucht werden.

Demnach hört das mechanische und funktionelle System „Vene“ erst weit außerhalb der „Adventitia“ der eigentlichen Venenwand auf.



Hierin sehen wir einen grundlegenden Unterschied zwischen dem Bauplan der Arterie und Vene.

## 6. Die einzelnen Venen

Im folgenden geben wir als vorläufiges Ergebnis der Analyse unserer Präparate eine stichwortartige Charakterisierung der einzelnen untersuchten Venen, soweit sie vom oben geschilderten allgemeinen Bauschema abweichen. Aus welchen Präparaten diese Ergebnisse gewonnen wurden, haben wir in der Tabelle vermerkt. Die Numerierung der Venen ist die gleiche wie in der Tabelle, nur sind die kontrahierten Venen (Fall B) gemeinsam mit den gedehnten gleichen von Fall A besprochen.

Die im folgenden verwendeten Bezeichnungen „längs“ und „quer“ werden der Kürze halber gebraucht und sollen nur soviel bedeuten wie „steilgeneigt-spiralig“ und „flachgeneigt-spiralig“, wobei außerdem nicht mehr besonders besprochen wird, daß immer die steilen und flachen Spiralen irgendwo in der Venenwand ineinander übergehen (wovon wir uns an etlichen Serienschnitten überzeugt haben); denn die Muskulatur bildet in allen untersuchten Venen ein Kontinuum.

### 1. V. retromandibularis:

Schwache Längsmuskulatur, keine Quermuskulatur. Kollagenmaschen längs-rhombisch.

### 2. Hautvene von der Radialseite des Unterarms:

Haupttrichtung der Muskulatur quer, einige wenige Muskelbündel schräg-longitudinal (ca. 60 Grad zu den queren geneigt).

### 3. V. mediana cubiti:

Starke vorwiegend zirkuläre Muskulatur (mit Neigung beiderseits bis zu 20 Grad gegen die Transversale). Einige Muskelbündel noch stärker geneigt. Die Muskelspiralen sind außen am steilsten, dann in den mittlern Lagen am meisten der Transversale genähert. Die innersten, zarten, werden wieder steiler und treten so an die „Intima“ heran. Sie enden offenbar in Höhe der zarten elastischen Längsstäbe der Intima, wie das auch an vielen anderen Venen zu sehen war (über die uns noch unklare letzte Verankerung dieser Muskeln s. oben).

### 4. V. basilica, proximal von der Ellenbeuge (Abb. 1).

Muskelverlauf ähnlich wie an der v. mediana cubiti (s. o.), nur enden die inneren Muskelbündel weniger steil in der „Intima“ (Abb. 1, rechte Bildseite).

40. *V. cephalica*, nicht entfaltet.

Im Totalpr parat bedeutend mehr kollagene L ngs- als Querb ndel. Die kollagenen L ngsb ndel verlaufen nahezu L ngsachsen- und Elastika-parallel, w hrend die Richtung dieser Kollagenb ndel in den leicht gedehnten Hautvenen des Armes st rker

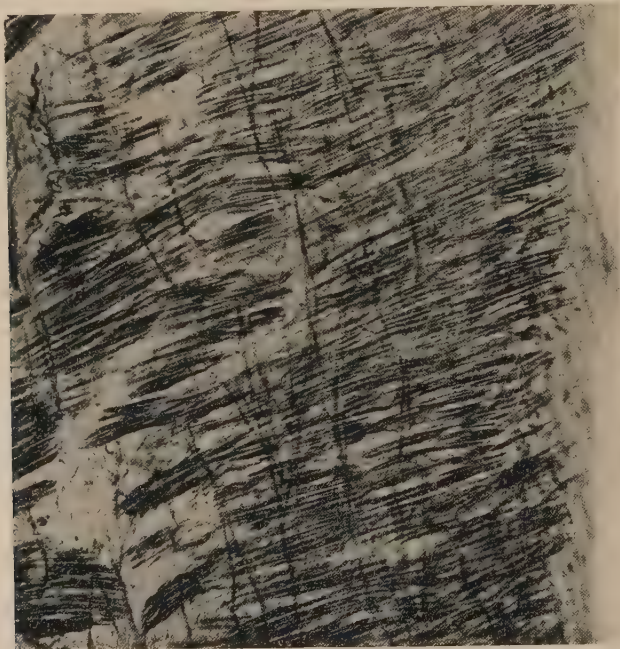


Abb. 1. *V. basilica*, dicht proximalw rts  ber der Ellbeuge, gedehnt, l ngs-flach, innere zwei Drittel der Wand. Rechts „Intima“ und Lumen, links „Media“, D nn und dunkel in L ngsrichtung: Elastika. Kollagenes Bindegewebe hellgrau

## Bemerkung zu den Abbildungen:

Alle Photogramme stellen einheitlich etwa 130fache Vergr  erungen dar. Alle Pr parate sind in gleicher Weise (nach v. Volkmann) gef rbt.

Die Photogramme k nnen also hinsichtlich der Dimensionen und Strukturen direkt miteinander verglichen werden.

Alle L ngs- und Schr gschnitte sind so orientiert, da  die L ngsachse der Vene parallel zum Seitenrand der Buchseite und die Intima-Seite rechts liegt.

geneigt ist. Die kollagenen Wellen sind h her als in den gedehnten Hautvenen. Das Verh ltnis der Amplitude der Wellen von der innersten „Intima“ bis zur  u eren „Adventitia“ ist wie 1:4.

6. *V. brachialis*, proximal.

Muskulatur ann hernd zirkul r, gekreuzt, nur innen. Elastische Netze sehr dicht (wie in allen mit Arterien gekoppelten Venen). An etlichen Stellen gehen zarte elastische Endsehnen der Muskeln

in elastische Längsstäbe über, was, wie oben erwähnt, in den Venen ungleich seltener ist als in den Arterien.

#### 8. V. axillaris:

Muskulatur schwach, überwiegend etwa zirkulär, gekreuzt, stellenweise schräge äußere, ungekreuzte Muskelbündel. In der Elastika relativ breite Maschen, deren längere Achse aber immer noch parallel zur Längsachse (und nicht quer dazu) liegt.

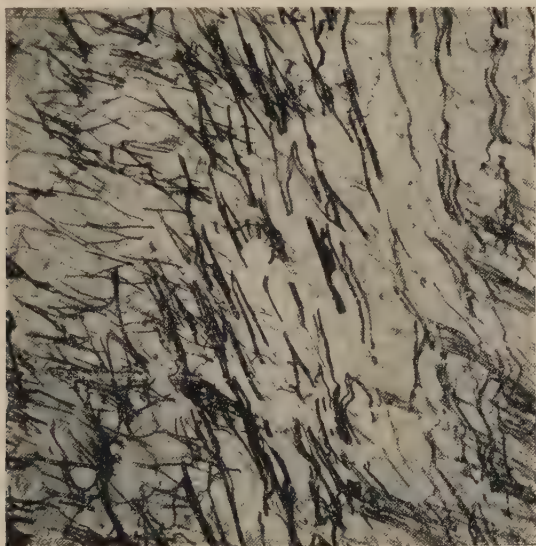


Abb. 2. V. brachiocephalica (= V. anonyma) dextra, schräg-längs-flach. Äußere „Intima“ und inneres Drittel der „Media“. Innen = rechts, außen = links, — Muskulatur nur in den inneren Schichten flachspiralig (in der rechten unteren Ecke des Bildes und an den unteren zwei Dritteln des rechten Bildrandes). In der Mitte des Bildes besonders kräftige, schräg-längs einstrahlende elastische Fasern. Links davon (= weiter außen in der „Media“) mehr netzige Verknüpfung flacher geneigter Elastika-Fasern

#### 41. V. subclavia, kontrahiert:

Die innersten Muskeln biegen im Bereich der Intimalängswülste hakenförmig aus mehr longitudinal-spiraligem Verlauf in horizontalen und senkrecht auf das Lumen zu um. Die Kollagenmaschen sind schmaler (längs-rhombisch) als in der gedehnten v. axillaris. Die Kollagenwellungen sind stärker (z. T. „mäandrisch“, s. o.) als in der v. axillaris.

#### 9. und 10. V. brachiocephalica (Abb. 2).

Das Kollagen ist sehr dick und grob. Seine Maschen sind etwa quadratisch; die Diagonalen der Quadrate stehen längsachsen-parallel. Die Muskulatur annähernd zirkulär, sehr spärlich, nur

innen. Die elastischen Fasern strahlen von außen (Mediastinum!) tangential und geneigt ein und durchsetzen dann longitudinal-schräg die Wand der Vene. In den mittleren Lagen der Wand stark netzige Verknüpfung der Elastica.



Abb. 3. *V. saphena magna* vom Oberschenkel, gedehnt, schräg-längs-flach, inneres Drittel der Wand. Innerste Schicht = rechts oben. Infolge der schrägen Schnitttrichtung sind längere Strecken der elastischen Fasern getroffen. Die elastischen „Haken“ (vgl. auch Abb. 2.) sehr deutlich

13. *V. thorac. longit. dextra* (=azygos), kurz vor der Einmündung in die *v. cava cran.*:

Wie auch in andern Körperhöhlenvenen unregelmäßige Längsmuskelzüge in den äußeren Wandbereichen.

15. und 16. *Vv. pulmonales sin.*

Außen dichte Herzmuskulatur. Glatte Muskulatur sehr ungleichmäßig. Die meisten glatten Muskelbündel mehr quer als längs, gekreuzt. Dazu einzelne Bündel steiler und nur in einem Windungssinne.

Von allen Venen zeigt die *V. pulmonalis* die stärkste Abweichung von der sonst allgemeinen Längsorientierung der Elastika: In der



v. pulmonalis sind die Maschen der elastischen Netze nahezu quadratisch. Dies gilt von außen bis hinein ins innere Drittel der Wand. Innen liegen dann wieder die typischen Längsfasern der Elastika und sind die elastischen Maschen wieder schmal longitudinal.



Abb 4. V. saphena magna vom Oberschenkel, kontrahiert, quer. Das ganze Lumen ist sternförmig. Links unten im Bild sieht man eine Zacke dieses Sterns (weiß). Schwarze Punkte = elastische Fasern, quer. Die Muskelbündel der mittleren Schichten folgen teilweise den Vorwölbungen der Intima lumenwärts (im linken oberen Quadranten des Bildes)

#### 18. Eine Hautvene vom Fußrücken:

Innere dünne Längsmuskulatur. Die Muskelspiralen außen mehr schräg, innen mehr quer in gekreuzten Richtungen.

#### 26. V. saphena magna vom oberen Drittel des Oberschenkels (Abb. 3).

Die Kreuzung in verschiedenen Lagen und der mehr quere Verlauf der inneren Muskulatur ist deutlich. Die elastischen Längsfasern zeigen an vielen Stellen die typischen „Haken“, von denen die zarten (in der Abbildung nicht erkennbaren) tangentialen und radiären elastischen Fäserchen abstrahlen.

43. V. saphena magna vom distalen Ende der Oberschenkelstrecke; kontrahiert.

In den Intima-Längswülsten laufen radiär gestellte Kollagenbündel. Auch in den mittleren Lagen ist der Kollagenverlauf an die radiale Richtung angenähert.



Abb. 5. V. saphena magna vom Oberschenkel, kontrahiert längs-flach. Rechts ein Stück vom (im Querschnitt sternförmig verengten, s. Abb. 4) Lumen. Am linken Bildrand Mitte der „Media“. Infolge der Vorwölbungen der Intima und der inneren und mittleren „Media“-schichten gegen das Lumen zu in Form von Längswülsten ergeben sich auf dem Längs-Flachschnitt Längsbezirke, in denen die elastischen Längsfasern zusammengedrängt erscheinen (etwas rechts der Bildmitte von oben nach unten verlaufend)

44. V. saphena magna vom proximalen Ende am Oberschenkel, kontrahiert (Abb. 4 und 5).

Abb. 3 (v. saphena gedehnt, flach-längs) entspricht der Abb. 5 (v. saphena kontrahiert flach-längs), von nahezu gleicher Orientierung und gleichem Ausschnitt.

Am auffälligsten ist die verschiedene Orientierung der Wandelemente auf den beiden Querschnitten. Man sieht deutlich, wie die inneren Längsmuskeln in der kontrahierten Vene dicker sind und die mittleren Muskellagen in diese Wülste mit hineingezogen

sind. Auf dem Längsschnitt ist zu sehen, daß sie sich dabei steiler stellen. Hierbei rücken die elastischen Längsfasern streifenweise (entsprechend den Kuppen der Intimawülste) dichter zusammen. (Abb. 4 linker Bildrand, oben; Abb. 5: zwei elastische Verdichtungsstreifen im Längsschnitt, während auf Abb. 3 die elastischen Längsfasern gleichmäßig verteilt sind.)



Abb. 6. Eine der Begleitvenen der A. dorsalis pedis innen vom Lig. cruciforme, gedehnt, schräglängs-flach. Oben rechts (dunkel) das zarte, dichte elastische Längsnetz der „Intima“. Am linken oberen Bildrand grobe elastische Fasern der „Adventitia“. Man sieht deutlich die hakenförmigen Abgangsstücke der zarten elastischen Querfasern (diese selbst sind im weiteren Verlauf nicht zu erkennen) von den elastischen Längsfasern. Die Muskeln hängen nicht an der Längselastika; diese zieht vielmehr über die Muskelbänder hinweg (im Original-Präparat bei stärkerer Vergrößerung, nicht hier in der Abbildung, zu erkennen)

19. Eine Begleitvene der Art. dorsalis pedis innen vom ligamentum cruciforme (Abb. 6 und

20. Eine Begleitvene der Art. tibialis ant. (bzw. der A. dorsalis pedis) vom distalen Ende des Unterschenkels.

Wandstärke und Wandaufbau sind bei Hautvenen und Begleitvenen der gleichen Körpergegend auffällig verschieden. — Die v. dorsal. pedis ist zwar am Klappenansatz stark verdünnt (wie



alle Venen mit Klappen), doch ist die Wand auch ober- und unterhalb der Klappe (s. Tabelle) nur rund zwei Drittel so dick, wie an der Hautvene. — Die Elastika ist in den mittleren Schichten in der Begleitvene spärlicher und gröber, dafür netziger; in der Hautvene ist die Elastika zierlicher und fast rein longitudinal. Die Hautvene hat in der „Adventitia“ bedeutend mehr Elastika als die tiefe Vene.



Abb. 7. V. poplitea, gedehnt, ängs-schräg-flach. Inneres Drittel der Wand. Rechts oben enggestellte elastische Längsstäbe der „Intima“

Die Muskulatur ist in der Begleitvene regelmäßig und fast rein zirkulär; in der Hautvene ist die Muskulatur schräger gestellt mit besonders starken äußeren der Längsrichtung angenäherten Muskelbündeln.

## 22. Eine Begleitvene der Art. tibialis post.

Starkes Abbiegen der Muskulatur und ähnlich der Elastika vom mehr zirkulären in schräg-steilen Verlauf an der Einmündung einer kleinen Vene.

## 24. V. poplitea (Abb. 7).



Die Muskulatur ist flach-spiralig-einseitig (nicht gekreuzt), (im Polarisationsmikroskop am Totalpräparat gut nachweisbar). An der Orientierung der Kollagenfaserbündel ist auffällig, daß bei weitem eine nahezu quere Richtung überwiegt (während die kollagenen Bündel sonst an allen Venenwänden mehr oder weniger schräg verlaufen). Hierzu treten bedeutend spärlichere Kollagenzüge, die in einer Richtung (also nicht gekreuzt) schräg longitudinal ziehen. Auf dem Querschnitt ist im Polarisationsmikroskop deutlich zu sehen, daß die queren Kollagenbündel in Spiralen eines Sinnes die Wand von außen nach innen durchsetzen. In der Elastika fallen die relativ kräftigen Querfasern auf (die in den meisten Venen viel zarter sind als die Längsfasern). Die elastischen „Haken“ (Umbiegen von der longitudinalen in die quere Richtung) sind daher reichlich und deutlich. Abb. 7 zeigt auf dem Schräg-Längs-Flachschnitt die inneren Lagen der Wand: rechts oben die zarten dichten elastischen Längsfasern der „Intima“. Da die elastischen Fasern in der V. poplitea sektorenweise (Querschnitt) nicht rein longitudinal, sondern longitudinal-torquiert verlaufen (abgesehen von der schrägen Außen-Innen-Orientierung der Längsfasern) sind auf dem Schrägschnitt (Abb. 7) längere Strecken elastischer Fasern ungeschnitten als auf dem Längsschnitt. Auffallend ist in der v. poplitea auch die sehr verschiedene Wandstärke (vgl. die Tabelle). Sie ist am geringsten nach der Haut zu, am beträchtlichsten nach der Arteria poplitea zu. Das Dicker- oder Dünnerwerden der Wand ist allmählich und „harmonisch“ (s. o.): Alle Elemente der Wand sind gleichmäßig beteiligt.

#### 25. V. femoralis (Abb. 8).

Im Vergleich zur v. poplitea (Abb. 7) fällt die große Verschiedenheit in der Konstruktion dieser beiden so nah hintereinander im gleichen Rohr gelegenen Strecken auf. Die inneren Schichten haben in der v. femoralis reichlich querverlaufende dicht-netzige elastische Fasern, deren Zone nach außen ziemlich scharf abgesetzt ist. Das haben wir sonst an keiner Vene gesehen. In diese inneren elastischen Netze strahlen stark schräg verlaufende Muskelzüge ein (Abb. 8). Diese steilen inneren Muskelzüge ziehen fast nur in einer Richtung (nicht gekreuzt), wie im Polarisationsmikroskop am Totalpräparat zu erkennen ist. Außen davon folgt eine ebenfalls ziemlich scharf begrenzte Schicht mit schräg gegen die Längsachse verlaufenden kollagenen Faserbündeln (im Schrägschnitt — Abb. 8 — in der Mitte des Bildes gut an der Wellung zu

erkennen), durchflochten von mehr querverlaufenden, z. T. sich kreuzenden Muskelbändern (Abb. 8, unter der Mitte des rechten Bildrandes). In der „Adventitia“ sind besonders breite und z. T. schwimnhautartig zusammenhängende elastische Bänder, die aus dem Längsverlauf in schrägen und tangentialen Richtungen in die Umgebung abstrahlen.

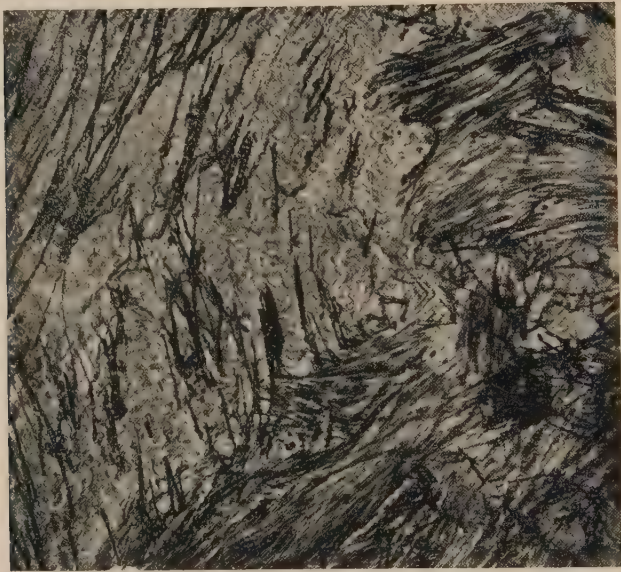


Abb. 8. V. femoralis, gedehnt, schräg-längs-flach. Der abgebildete Bereich liegt von „Intima“ (rechte Bildseite) bis äußeres Drittel der „Media“ (linker Bildrand). Relativ mächtige innere Muskelschicht in vorwiegend einer schrägschraubigen Richtung (von rechts oben nach links unten im Bild). Im Bindegewebe deutliche Wellung erkennbar

Das kollagene Bindegewebe in der v. femoralis hat stark wechselnde Neigung der Bänder. Sie sind ausgesprochen räumlich verflochten.

Bei diesem verwickelten Aufbau der v. femoralis denkt man an ihre vielfältigen Beanspruchungen: Aufnahme des Pulses der A. femoralis, Saugmechanismus — W. Braune — durch fortgeleiteten Zug der Fascia lata und des Lig. inguinale bei Beinbewegungen, stark wechselnde Innendruckverhältnisse wegen zeitweiliger Stauung infolge behinderten Einfließens ihres Blutes in die Bauchhöhle. Es ist uns jedoch noch nicht möglich, die funktionellen Zusammenhänge und ihre strukturellen und konstruktiven Entsprechungen im einzelnen zusammenzubringen, weil wir

die Einbau-Konstruktionen der Venen noch nicht vollständig untersucht haben.

27. und 28. V. *ilica communis*.

Die v. *ilica comm. sinistra* ist an der Bauchfellseite am dünnsten. Dort folgt außen auf die Bindegewebsschichten der Venenwand eine lockere Verschiebeschicht. Nach dem Bauchfell zu verdichtet sich das Bindegewebe wieder und enthält in dieser Verdichtung (also nicht im Zusammenhang mit der Venenwand, aber nur ca.  $\frac{1}{4}$  mm von ihr entfernt) reichlich glatte Muskelzüge. — Die Elastika ist sehr fein und relativ spärlich. Die Wand besteht (wie bei allen großen Venen des Cavasystems in der Bauchhöhle) hauptsächlich aus einem groben dicken Kollagengeflecht. Feinere, dichtere Kollagenbänder laufen mehr quer, gröbere, weiter voneinander entfernte mehr längs. Die sehr spärlichen, nach innen zu gelegenen Muskelbänder ziehen mehr quer. Außen von ihnen liegen etwas dickere rundlichere Längsmuskeln (ähnlich wie in der v. *cava caudalis*). Die kollagenen Wellen sind (wie an allen Venen) außen länger und höher als innen.

31. V. *dorsalis subcut.* von der Mitte der *pars pendula*.

Muskulatur fast rein zirkulär (innen) mit wenigen einseitigen steil-schrägen Spiralzügen (außen). In den äußeren Lagen ungewöhnlich reichliche und dichte Elastika. Sie hat größtenteils die Form breiterer Bänder, die an den Vereinigungsstellen schwimhautartig zusammenhängen. Parallel zur Längsachse der Vene läuft im Corium ein besonders dichter Zug glatter Muskulatur der Tunica dartos.

32. V. *spermatICA*, Mitte der Bauchhöhlenstrecke.

Muskulatur vorwiegend flache, einseitige (ungekreuzte Spiralen), einzelne Muskelzüge mehr longitudinal. Die Muskeln strahlen einseitig (polar) von außen spiralig in die tieferen Muskellagen ein. Elastika zart und von der Fläche her gesehen fast nur rein longitudinal, auf dem Längsschnitt jedoch, ebenso wie die Längsmuskeln, schräg-längs von außen nach innen verlaufend, also polar.

33. V. *renalis dextra*.

Die rechte Nierenvene ist erheblich muskelschwächer als die linke! (Vgl. auch die Wandstärken in der Tabelle.) Die Muskulatur verläuft hauptsächlich longitudinal. Die Elastika ist stark netzig. Das meiste Kollagen läuft in langen Längsspiralen. Weniger Kollagenbündel liegen in flachen Querspiralen.

## 34. V. renalis sinistra.

Wand mehrfach dicker als die der rechten, infolge gewaltiger, in sehr steilen Spiralen die Wand entlanggeschraubten Longitudinalbündel. Die Elastika verläuft in den äußersten Schichten in weiten Maschen (Annäherung an die quere Richtung), in tiefen Lagen rein längs. Die kollagenen Bündel ziehen außen flach querspiralig, innen bedeutend steiler.

Vermutlich können die Längsspiralen der Muskulatur das Lumen der Nierenvene offenhalten, da die beiden Enden der Vene relativ festliegen (am Nierenhiel und an der v. cava). Die linke Nierenvene ist länger als die rechte und spannt sich quer über die Wirbelsäule hinweg. Sie wird vermutlich leichter als die rechte in Gefahr geraten, komprimiert zu werden. So erklärt sich wohl die sehr auffällige Verschiedenheit zwischen beiden Nierenvenen in der Ausprägung der Längsmuskulatur. Diesen Fragen gehen wir an weiterem Material nach.

## 35. V. mesenterica caudalis und

## 37. V. lienalis.

An den Mesenterialvenen (ebenso an v. linalis und v. portae) strahlen die queren (tangentialen) elastischen Fasern, welche die Vene in der Umgebung verankern, bis in die mittleren Wand-schichten ein. Hierdurch ergeben sich an diesen Venen Bilder, die vom Schema des elastischen Längssystems stark abweichen. Doch wird zwischen den zirkulären bzw. tangentialen elastischen Fasern auch immer die Längsstruktur der Elastika deutlich. Schräg einstrahlende Muskelbündel sind in den vv. mesentericae und in der v. lienalis selten. Die quere innere Muskulatur in diesen Venen ist sehr zart (im Vergleich zu den Extremitätenvenen), aber stärker (relativ und absolut) als z. B. in der v. cava caudalis.

## 38. V. portae.

Viel mächtiger als in ihren 3 Hauptwurzeln ist die flache Spiralmuskulatur in der Wand der v. portae. Die elastischen Quernetze reichen in der v. portae noch tiefer nach innen als in den Mesenterial- und in der Milzvene, nämlich bis in die „Intima“. Außen liegen schräg-steile Spiralzüge, die mit den inneren zusammenhängen (durchlaufende Spiralen mit nach innen abnehmender Steilheit), wie am Längsschnitt und am Totalpräparat zu sehen ist.



### III. Diskussion

Die vorstehende Zusammenstellung ist aphoristisch und verzichtet weitgehend auf Interpretationen in funktioneller Hinsicht. Hierzu scheint es uns noch zu früh zu sein. Über Beanspruchung und Arbeitsweise der einzelnen Venen ist klinisch und physiologisch noch zu wenig bekannt. Andererseits fehlt für den anatomischen Zugang zum Verständnis der Funktion der großen Venen noch eine wichtige Brücke: die Aufklärung der Konstruktionen des Einbaus der Venen in ihre Umgebung. Erst nach Lösung dieser Aufgabe, die bisher erst ganz vereinzelt angegriffen worden ist, werden die vorliegenden Befunde über den Wandbau zureichend gedeutet werden können.

### IV. Zusammenfassung

Ergebnisse mikroskopischer und polarisations-mikroskopischer Untersuchungen an Quer-, Längs- und Flachschnitten sowie an Total-Präparaten der meisten großen Venen eines Individuums werden beschrieben.

Alle Venen wurden entfaltet (leicht gedehnt) untersucht, einige außerdem kontrahiert. Nur in der entfalteten Vene sind die Zusammenhänge eindeutig zu übersehen. — Der Bauplan der Venenwand wird dem der Arterie gegenübergestellt.

Besondere Aufmerksamkeit wird der Anordnung des kollagenen Bindegewebes in der Venenwand zugewendet und die mit seiner Wellung zusammenhängenden Gesetzmäßigkeiten vorgeführt.

Die Grundzüge des Venen-Bauplanes sind die elastische Längsstruktur, die zusammenhängenden Muskel-Spiralen, die ausgeprägten Asymmetrien, der polare Bau, die strenge Ordnung und Ausbildung der kollagenen Strukturen und die Verankerung mechanischer Wandelemente in der weiteren Umgebung der Vene.

Die Ausprägungen dieses Bauplanes sind sehr mannigfaltig. Sie werden für die einzelnen Venen skizziert.

\*

Die vorliegende Arbeit beschreibt nur, wie die Wände der großen Venen aufgebaut sind. Es steht noch aus, ihren Einbau zu untersuchen.

Die Venenwand und ihre Verspannung nach außen bilden ein zusammenhängendes System, das weit über die sog. „Adventitia“ hinausgreift. Die Konstruktion dieses ganzen Systems muß an den einzelnen Venen aufgeklärt sein, bevor die funktionelle Bedeutung auch nur des Wandbaus gedeutet werden kann.

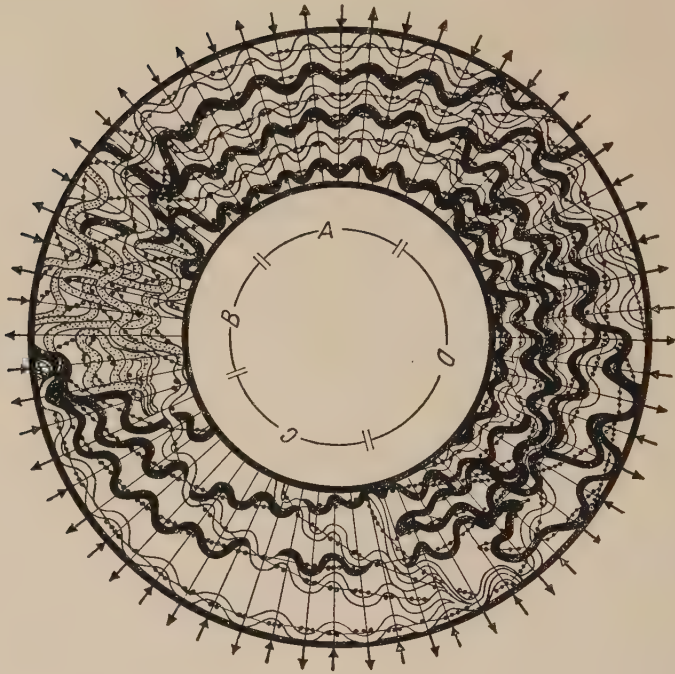


Abb. 9. Schema zur Erkl rung der Wellung der kollagenen Faserb ndel in der Venenwand, der „Harmonie der Phase“ in den Wellen und des Spiralverlaufes der B ndel. — Das Bild soll bedeuten: Venenwand quer, Projektion (!) der in Wirklichkeit auch zur Querachse mehr oder weniger geneigten Bindegewebs-B ndel auf den Querschnitt (Erl uterung zu diesem Punkt: siehe Abb. 10). — Die Wellen sind im Verh ltnis zur Wanddicke viel zu gro  gezeichnet. — Die radi ren d nnen Linien mit zentripetalem Pfeil bedeuten: Wellental, die radi ren Linien mit zentrifugalem Pfeil: Wellenberg. Die  brigen (konzentrischen oder schneckenf rmigen) punktierten Linien bezeichnen die Mittellage und Zugrichtung der B ndel, von der aus Berg und Tal abschwingen. S mtliche B ndel sind „phasenharmonisch“ gewellt eingetragen, so wie es den beobachteten Verh ltnissen entspricht. — Im  brigen ist der Verlauf der B ndel in allen erdenklichen Richtungen aufgezeichnet, was in dieser Zusammenstellung in der Wand einer Venenstrecke nicht m glich w re. — Im Sektor „A“: in der Projektion konzentrisch verlaufende B ndel. — Im Sektor „B“: steil-spiralige, sich kreuzende B ndel. Direkte Fortsetzung der B ndel aus „A“: wei  und schwarz; neu im Sektor „B“ auftretende B ndel punktiert. In der linken H lfte von „B“ (punktiert) eine in sich zur cklaufende Projektion einer B ndelgruppe (ebenso am rechten Ende von Sektor „D“, dort schwarz). Derartige B ndel (die also r umlich etwa Z-Form h tten) wurden mehrfach in verschiedenen Venen beobachtet. — Im Sektor „C“: Au en ein konzentrisches B ndel (wei ), innen zwei flach bis mittelschr g einstrahlende spiralige B ndelgruppen (mit Teilungen), die sich kreuzen. — Im Sektor „D“: Aus den konzentrischen B ndeln des Sektors „A“ entwickeln sich am rechten Rand von „A“ durch Teilung und Wiedervereinigung von B ndeln in typischer Weise steilere und flachere, sich kreuzende Spiralb ndel. — Das Schema in „D“ entspricht am meisten den wirklichen Verh ltnissen in den Venenw nden. — Die steilen B ndel in „B“ verlaufen auf l ngere Strecken dem Radius nahezu parallel, obwohl die „Harmonie der Phase“ gewahrt ist. Man beachte, da  kein B ndel rein radi r von der  u eren Begrenzung des Querschnitts bis zur inneren durchl uft, sondern irgendwo eine Kurve in die konzentrische Richtung macht. Allerdings legen sich radi re Strecken verschiedener B ndel stellenweise aneinander und hintereinander. Nach unseren Beobachtungen gibt es jedoch nirgends in den Venenw nden rein radi r durchlaufende Fasern. Aus dem Sektor „B“ des Schemas wird unseres Erachtens verst ndlich, warum manche Untersucher im kollagenen Bindegewebe der Venenw nde radi re Fasern gefunden haben. — Die nat rliche Form der kollagenen Faserb ndel in den Venenw nden ist im Schema der Abb. 9. nur hinsichtlich der gewellten Form und des (in der Projektion) schneckenf rmigen Verlaufes ber cksichtigt, nicht aber hinsichtlich der auch stets vorhandenen Torsion der B ndel in sich. Die Verflechtung, Teilung und Vereinigung der B ndel ist in Wirklichkeit ebenfalls viel feiner und h ufiger, als im Schema angedeutet werden konnte

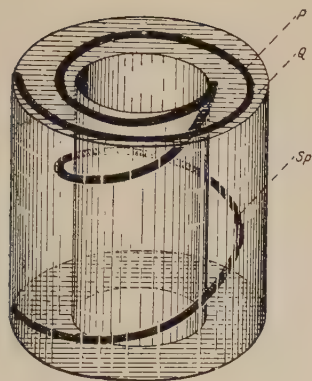


Abb. 10. Schema zur Erläuterung der Darstellung in Abb. 9. Dargestellt ist in Abb. 10 nur ein spiralisches Bündel („Sp“) in der Venenwand, das von links unten außen nach rechts oben innen aufsteigt und dabei das Lumen  $1\frac{1}{2}$ -mal umkreist. „P“ = schneckenförmige Projektion des Bündels „Sp“ auf den Querschnitt der Vene „Q“. — In dieser Art sind die konzentrischen und schneckenförmigen Verläufe der Kollagenfaserbündel auf dem in Abb. 9 allein dargestellten Querschnitt einer Vene als Projektionen von in Wirklichkeit schräg zur Längsachse der Vene auf- und absteigenden Spiralen usw. zu verstehen

## Über den Wandbau der großen Venen

### Zusammenfassung

Die gesamte Venenmuskulatur ist ein kontinuierliches räumliches Spiralnetzwerk. Der Wandbau ist polar und asymmetrisch. Erst Venenwand plus Verspannungsapparat bilden zusammen ein funktionell verständliches System, das weit über die Venenwand hinausgreift und die Arterie mit einschließt. — Die „Wellen“ der kollagenen Fasern liegen unabhängig von der Faserrichtung räumlich streng geordnet in „Harmonie der Phase“.

### О строении стенки крупных вен

#### Краткое содержание

Совокупность мышц вен образует непрерывную спиральную сеть. Строение этой сети является полярным и несимметричным. Стенка вены и поддерживающий ее аппарат взаимно образуют функциональную систему, простирающуюся за пределы вены и включающую артерию. Также и «волны» коллагенных волокон распределены в строгом порядке.

### The Structure of the Large Veins

#### Summary

The total of the muscles of the veins forms a continuous spatial spiral network. The structure of the wall is polar and asymmetrical. The venous wall represents together with the supporting apparatus a functional system reaching beyond the wall of the vein

and including the artery. — The "waves" of the collagenous fibres being in "harmony of the phase" form a strict order independent of the direction of the fibres.

## Sur la structure pariétale des grandes veines

### Résumé

Toute la musculature veineuse constitue un réseau spiral spatial continu. La structure pariétale est polaire et asymétrique. Ce n'est que la paroi veineuse et l'appareil de haubanage qui forment ensemble un système dont la fonction est claire et qui dépasse de beaucoup la paroi veineuse, renfermant aussi l'artère. — Les «ondes» des fibres collagènes présentent, indépendamment de la direction des fibres, une disposition rigoureuse sous le rapport spatial en «harmonie de la phase».

### Schrifttum

Vorbemerkung: Wir haben bei der Schilderung unserer Befunde darauf verzichtet, diejenigen der Autoren zu diskutieren und sie von unsern abzuheben.

Soweit wir sehen, ist seit A. Benninghoffs bekanntem Kapitel in v. Möllendorffs Handbuch nicht viel Neues über den funktionellen Bau der Venen herausgekommen.

In der folgenden Zusammenstellung haben wir bei den einzelnen Arbeiten vermerkt, inwiefern sie Angaben zur funktionellen Struktur der Venen oder Beobachtungen enthalten, welche die unsrigen berühren. — Die schon von A. Benninghoff (1930) zitierten Autoren und Arbeiten haben wir nicht noch einmal aufgeführt.

\*

Benninghoff, Alfred, Über die Formenreihe der glatten Muskulatur und die Bedeutung der Rougetschen Zellen an den Kapillaren. Z. Zellforsch. 4 125—170 (1927). Die Art, wie in der Venenwand die Muskeln aneinanderhängen, scheint ähnlich zu sein, wie Benninghoff es in dieser Arbeit für die glatten Muskelzellen des Endocards beschrieben hat, obwohl die einzelnen Muskelzellen in der Venenwand meist von einfach spindlicher Form sind. — Ders.: Kapitel „Blutgefäße und Herz“ in v. Möllendorffs Handbuch der mikroskopischen An-



atomie des Menschen, 6. Band, 1. Teil, S. 1—225, 1930. Allgemein bekannte und klassische Darstellung. Basis und Folie auch unserer hier vorliegenden Arbeit. — Braune, Wilhelm: Die Oberschenkelvene des Menschen in anatomischer und klinischer Beziehung, Leipzig 1871. Der Einbau der V. femoralis unterhalb des Leistenbandes wird beschrieben. Nur makroskopische, aber sehr subtile Präparation und Darstellung: kollagene Verspannungszüge. — Brendle, Ellen: Über den Bau der menschlichen Pfortader und ihrer Wurzeln, *Acta Anatomica* (Basel und New York), X Fasc. 1/2: 108—129 (1950). — Dentici, Lorenzo: La struttura della vena renale, *Bolletino della societa di scienze naturali ed economiche di Palermo, nuova serie* 17 18—20 (1935). — Fischer, Hans: Über die funktionelle Bedeutung des Spiralverlaufes der Muskulatur in der Arterienwand, *Festschrift für A. Benninghoff*, 1950 (im Druck, in dieser Zeitschrift). — Freerksen, Enno: Die Venen des menschlichen Handrückens. *Z. Anat.* 108 82—111, (1938). Der Einbau zwischen Fettpolster und zarte lockere bindegewebige Verspannungszüge werden beschrieben. — Grau, H.: Zur Frage des „elastisch-muskulösen Systems“ in der Venenwand. *Gegenbaurs Morph. Jb.* 67, 745—750 (1931). In der V. azygos des Rindes gibt es echte elastisch-muskulöse Zusammenhänge nach Art der von A. Benninghoff in Arterien beschriebenen. In den menschlichen Venen haben wir Entsprechendes nicht gefunden. — v. Lanz, T.: Über den funktionellen Einbau peripherer Venen. *Verh. Anat. Ges.* 4. internat. = 24. Vers. 2. bis 8. 9. 36 Mailand = *Anat. Anz.* 83 (1937), *Erg.-H.*, 51—60 und 206—207. Auf Grund makroskopischer Präparation wird, z. T. schematisch, der Einbau einiger Venen mit Hilfe bindegewebiger Verspannungszüge geschildert. Die Befunde werden später von Freerksen angezweifelt, die funktionellen Folgerungen v. L.s von A. Benninghoff eingeschränkt. — Näätänen, Esko: On the structure of the internal jugular vein in man, *Acta Instituti Anatomici Universitatis Helsinkiensis*, XIV 1945/46, Helsinki 1—10 (1949). — Näätänen, E. und Kyllönen, K.: On the structure of the jugular vein in cow and some other animals, *Acta Instituti Anatomici Universitatis Helsinkiensis*, XIV 1945/46, Helsinki 1—12 (1949). — Näätänen, Esko und Timonen, Kalle: On the structure of the wall of the renal vein in man, *Acta Instituti Anatomici Universitatis Helsinkiensis*, XIV 1945/46, Helsinki 1—12 (1949). — Nauck, E. Th.: Die Wellung der Sehnenfasern, ihre Ursache und ihre funktionelle Bedeutung. *Gegenbaurs Morph. Jb.* 68, 79—96 (1931) — Petersen, Hans: Histologie und mikroskopische Anatomie. München, J. F. Bergmann 1935. Über die Venenwand im allgemeinen schreibt P.: „Die Muskulatur verläuft zum großen Teil in Spiralen ...“ und: „... Es ist wahrscheinlich, daß man die Ringmuskulatur als flache, die Längsmuskulatur als steile Spiralen anzunehmen hat.“ P. hebt auch die großen individuellen Unterschiede des Venensystems hervor, die viel bedeutender sind als beim Arteriensystem. — Scelkunow, S.: Beiträge zur Frage über den Bau der Blutgefäße unter normalen und experimentellen Bedingungen. IV. Elastische Elemente und Muskel-

elemente in der Wand kleinkalibriger Venen. *Z. Anat.* **105**, 94—107 (1936). Die Konstruktion kleiner Venen im Mesenterium der Katze wird für eine funktionelle Vorstellung ausreichend beschrieben. — Schade, Heinrich: Die Pulsationsübertragung von der Arterie auf die Vene und ihre Bedeutung für den Blutkreislauf, in Zusammenarbeit mit F. Häbler, O. Hepp, H. Pich und H. v. Pein. *Z. Kreislaufforsch.* **28**, 131—144, 153—172 (1936). — Schmidt, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte, Bonn 1924. — Schulze, Werner: Über die anatomischen Bedingungen für die Metastasierung bei der Allgemeininfektion. *Dtsch. Z. Chir.* **239**, 34—106 (1933). Die Erweiterung der Interstitien bei der Muskelkontraktion wird am Unterschenkel nachgewiesen. Auf Grund makroskopischer Präparation werden Einbau und Verspannungen der Vv. communicantes, der V. saph. magna und der Vv. tib. post. am Unterschenkel beschrieben. — Wallraff, Josef: Der menschliche Herzbeutel, sein Bau und seine Bedeutung für den Kreislauf, Beiträge zur Anatomie funktioneller Systeme, 4. Bd., Leipzig 1939.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.  
Direktor: Prof. Dr. K. Goerttler*

## Über die funktionelle Struktur der mesenterialen Lymphgefäße

*Professor Alfred Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Von

**Ernst Horstmann**

Mit 12 Textabbildungen

Die Histologie der muskulösen Lymphgefäße ist in ihren wesentlichen Teilen seit K ö l l i k e r (1854) bekannt. Bei der großen Variabilität des Lymphgefäßsystems und bei der großen Verschiedenheit, die der Bau eines Lymphgefäßes je nach seinem Funktionszustand zeigen kann, ist es verständlich, daß sich auch spätere Autoren immer wieder mit dem Bau dieses Gefäßsystems beschäftigten und auch immer wieder neue Einzelheiten ans Licht brachten. Während nun die bisherigen Untersuchungen größtenteils an postmortal herauspräparierten Gefäßen angestellt wurden, werden in dieser Arbeit an Lymphgefäßen des Menschen, die mit einem Stück Darm und dem Mesenterium fixiert wurden, die funktionellen Veränderungen der Lymphgefäße in verschiedenen Phasen des Lymphtransportes analysiert, um so einen Einblick in die funktionelle Struktur zu gewinnen. Indem ich aus den histologischen Untersuchungen und aus der Lebendbeobachtung am Meerschweinchengekröse ein histologisch gezeichnetes Bild von den Abläufen beim Lymphtransport zu geben versuche, sollen die vielen histologischen Untersuchungen und Ergebnisse für die praktische Medizin brauchbar gemacht werden und eine tragbare Grundlage für die Physiologie und Pharmakologie der muskelhaltigen Lymphgefäße angestrebt werden.

## Material und Methode

An histologischem Material standen mir gut fixierte Schnittserien von darmnahen Mesenterialabschnitten zur Verfügung, die mit Orcein H und Azan nach Heidenhain gefärbt waren. Die Serien waren zum Studium des Einbaues der Blutgefäße in die Darmwand (Horstmann 1945) von Mesenterien hergestellt worden, die mit einem Stück Darm fixiert waren. Der glückliche Umstand, daß die Lymphgefäße durch die Fixation gerade in lebhaftestem Lymphtransport überrascht worden waren, gab die Möglichkeit, an einem Schnitt gefüllte und leere Lymphgefäßabschnitte nebeneinander zu studieren.

Diese histologischen Untersuchungen wurden ergänzt durch Beobachtungen an vorgelagerten Mesenterien lebender Meerschweinchen. Die lebhaften rhythmischen Kontraktionen ihrer mesenterialen Lymphgefäße wurden schon früh von Heller (1869) u. a. beschrieben. Ich habe die Tiere mit Äther narkotisiert, aus einem 2—2,5 cm langen Schnitt die Darmschlingen vorgelagert und dann in auffallendem Licht beobachtet. Hat man die Tiere vorher mit Fett gefüttert, dann erscheinen die Lymphgefäße milchweiß und sind besonders da, wo sie auf den dunkelroten Venen verlaufen, mit großer Prägnanz zu beobachten. Die Beobachtung erfolgt unter gleichzeitiger Berieselung mit warmer Ringerlösung.

Es ist wichtig zu wissen, daß der Lymphtransport, der vor der Operation schon im Gange war, — die Lymphgefäße sind ja gefüllt, — durch die Operation, wahrscheinlich durch das Zerren am Mesenterium, zum Stillstand kommt und oft längere Zeit (10—15 Minuten) benötigt, bis er wieder anläuft. Mehrfach mußte ich auch die Erfahrung machen, daß trotz stundenlangen Wartens die Lymphgefäße nicht mehr transportierten, sich lediglich langsam prall anfüllten. Sicher bedeutet das Vorgelagertsein ebenfalls einen Reiz, der den normalen Ablauf stören oder sogar völlig verhindern kann. Für uns besitzt diese an sich störende Empfindlichkeit des Lymphgefäßsystems einen gewissen Wert bei der Beurteilung der Angaben von Florey (1927, II.), der aus einer einzigen negativen Beobachtung beim Menschen den Schluß ziehen will, daß hier die mesenterialen Lymphgefäße überhaupt keine rhythmischen Kontraktionen zeigen würden. Es war einem Patienten vor einer Laparotomie Olivenöl verabreicht worden. Florey hatte dann intra operationem zwar die Lymphgefäße fettgefüllt, aber ohne nachweisliche Kontraktionen gefunden.

## Literatur

Schon Henle (1841) unterscheidet an den größeren Lymphgefäßstämmen des Darmes 3 Schichten: die Intima, eine Media mit mehr quergestellten Kernen, deren zugehörige Fasern aus kontraktile Fasern bestehen könnten, und eine Externa. Kölliker (1854) beschreibt die Intima und gibt für die Media querverlaufende, glatte Muskelzellen an mit ebenfalls querverlaufenden, elastischen Fasern. In der Externa sieht er neben längs verlaufenden Bindegewebsbündeln spärliche elasti-



sche Fasernetze und mehr oder weniger zahlreich schräg und längs verlaufende glatte Muskelfasern. Nach Köllikers Darstellung ist die Wandstärke sehr unterschiedlich und nicht in eindeutiger Abhängigkeit von der Weite des Lumens. Große Gefäße bis zu  $700\ \mu$  Durchmesser zeigen oft nur eine dünne Wand von Endothel, während andere Gefäße von  $200\ \mu$  Durchmesser oft schon eine ausgeprägte Muskulatur besitzen. Die Schichtung bezieht sich auf mittelstarke Lymphgefäße. Ihre Darstellung wird von Hellmann (1930) als „zu schematisch“ bezeichnet.

Bis zur Arbeit von Mall (1933) erschienen noch eine Reihe von Untersuchungen, die sich mit der Histologie der Lymphgefäße beschäftigen: v. Recklinghausen, Flemming, Sappey, Rieder, Mc. Callum, Bartels, Hasse, Lieben, Baltisberger, Carleton und Florey, Florey I und II, Levi, Hellmann, Jossifow, Clark, E. R., und Clark, E. L. Alle diese Arbeiten bringen aber außer interessanten Einzelheiten über spezielle Abänderungen in verschiedenen Regionen keine grundsätzliche Erweiterung unserer Kenntnisse auf histologischem Gebiet.

Mall hat in einer sehr gründlichen Arbeit die Lymphgefäße der verschiedenen Regionen unter Berücksichtigung ihres Kalibers untersucht und kommt für die uns hier interessierenden mittleren Lymphgefäße zu einem Strukturschema der mechanisch wirksamen Bauelemente (Abb. 1). Das im Schema dargestellte Konstruktionsprinzip ist aber in jedem einzelnen Falle mehr oder weniger abgewandelt. Auf dem Schema ist in anschaulicher Form die Verflechtung der Muskelfasern der verschiedenen Schichten dargestellt, wie sie auch in unseren Präparaten immer wieder in Erscheinung tritt (Abb. 3, 5, 6). Das bedeutet für die funktionelle Darstellung einen erheblichen Fortschritt. Ein weiterer Gewinn ist die saubere Trennung von gefüllten und leeren Lymphgefäßen. M. zeigt daran, wie sich die Zahl und Dicke der Schichten je nach Füllungszustand ändert. Daß sich auch die Steigungswinkel der verschiedenen Muskellagen ändern können, wird besonders bei den Lymphgefäßen des Mesenteriums erwähnt, bei denen die Verflechtung der Media lockerer ist als bei den Lymphgefäßen des Trigonum femorale, mit denen sie sonst nach M. die größte Ähnlichkeit zeigen. Die Darstellung Malls, der seine Lymphgefäße postmortal mehr oder weniger anfüllte, kann ich an meinen in natürlichem Zustand fixierten Lymphgefäßen des Mesenteriums weiter vervollständigen.

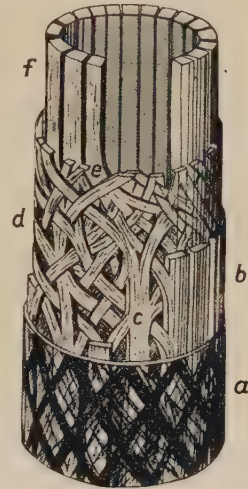


Abb. 1. Aus Mall, Z. Anat. u. E.-gesch. 100. 1933 Abb. 9. Strukturschema eines mittleren Lymphgefäßes. a = Bindegewebsgeflecht der Externa; b = Längsmuskulatur der Externa; c = Einstrahlung der Externamuskulatur in die Media; d = Verflechtungen der Media; e = Übergang der Mediamuskulatur in die Intima; f = Längsmuskulatur der Intima

Nach Mall hat Pfuhl bei seinen Untersuchungen des Omentum maius beim Meerschweinchen nach Injektion von Trypanblau in die

Bauchhöhle die Kenntnis der histologischen Struktur der Lymphgefäßwand besonders gefördert. Allerdings sind die verhältnismäßig kleinen Lymphgefäße nur unter Berücksichtigung des anderen Kalibers mit den chylusführenden mesenterialen Lymphgefäßen vergleichbar. Für uns besteht Pfuhs wichtigster Befund darin, daß die Lymphgefäßchen des großen Netzes zwischen zwei Klappen einen weit blähbaren, klappen-nahen Abschnitt von einem mehr proximal gelegenen Abschnitt unterscheiden lassen, der eine deutliche „Muskelmanschette“ trägt.

### **Das Klappensegment als funktionelle Einheit der mesenterialen Lymphgefäße**

Die Durchmusterung meiner Schnittserien ergab als auffälligsten Befund, daß der Füllungszustand eines Lymphgefäßes von Klappenabschnitt zu Klappenabschnitt häufig extrem wechselte. Während ein Abschnitt zwischen zwei Klappen prall mit Lymphe gefüllt ist, kann der nächste völlig entleert und kontrahiert sein. Diese Beobachtungen führten zur Annahme, daß die einzelnen zwischen zwei Klappen gelegenen Abschnitte der Lymphgefäße funktionelle Einheiten darstellen. Die genauere histologische Analyse ließ dann auch einen rhythmisch von Klappe zu Klappe sich wiederholenden Aufbau erkennen. Die oft erstaunlichen Unterschiede im Wandbau zweier hintereinander gelegener Segmente erwiesen sich als Ausdruck verschiedener Funktionszustände. Nun war lediglich die Frage zu prüfen, ob diese Zustände postmortale Extreme sind, oder ob Ähnliches auch in vivo gesehen werden kann. Meine Lebendbeobachtungen an den mesenterialen Lymphgefäßen des Meerschweinchens bestätigen die im menschlichen Mesenterium fixierten Zustände. Ihr histologischer Aufbau stimmt mit dem beim Menschen in allen wichtigen Punkten überein.

### **Die histologischen Befunde am menschlichen Mesenterium**

Unter Klappensegment verstehe ich einen Lymphgefäßabschnitt von einer Klappe in zentraler Richtung fortschreitend bis zur nächsten. Die zum Klappensegment gehörige Klappe ist der distale Verschluß des Segmentes. Die proximal das Segment begrenzende Klappe gehört funktionell zum nächsten Segment. Die Muskulatur des Segmentes, die den Klappenabschnitt zwischen den Klappen umschließt, ist bei den mesenterialen Lymphgefäßen in der Nähe des Klappenansatzes immer deutlich schwächer, ja sie fehlt dort oft vollständig oder ist doch nur durch

relativ dünne Längsbündel von Segment zu Segment miteinander verbunden. Je kleiner die Lymphgefäße sind, desto deutlicher ist der muskelhaltige Teil von dem muskelfreien Teil unterschieden.

Prinzipiell gleichartig sind nach Beschreibungen und Abbildungen die kleinen Lymphgefäße im großen Netz des Meerschweinchens, wie sie von Pfuhl dargestellt sind. Pfuhl spricht von „kolben- oder retortenförmigen Lymphbulbi“, an deren verjüngtem Ende die „Muskelmanschetten“ sitzen, durch die die Lymphe aktiv vorwärts bewegt werden kann. Auch die segmentale Gliederung der Lymphgefäße, wobei jedes Segment mit einer bulbustartigen Erweiterung beginnt, die sich dann bis zum nächsten Segment konisch verjüngt, ist bei diesen kleinen Lymphgefäßen von Pfuhl hervorgehoben. Das Lymphgefäß ist also kein Rohr von einheitlichem Wandbau sondern eine Kette von muskelstarken Röhrchen, die durch muskelarme oder muskellose, klappennahe, relativ leicht dehnbare Abschnitte unterbrochen sind. Die distal das Gefäßsegment abschließende Klappe gehört mit zu diesem Segment und ist in den leicht aufblähbaren, muskelarmen Abschnitt eingelassen.

Auf der schematischen Darstellung (Abb. 2) der verschiedenen Funktionszustände sind die histologisch analysierten Verhältnisse links in einer Querschnittsfolge, in der Mitte im Längsschnitt dargestellt. Rechts ist die Gesamtform gezeichnet und in sie hinein am Beispiel weniger Einzelfasern der Verlauf der Muskelfasern skizziert, um die Veränderung der Steigungswinkel der Muskelspiralen deutlich zu machen. Die Formen stimmen an den fixierten Mesenterien des Menschen mit denen am überlebenden Lymphgefäß des Meerschweinchens so weit überein, daß ich am gleichen Schema auch den Bewegungsablauf demonstrieren kann, wie ich ihn am Meerschweinchenmesenterium beobachten konnte.

Für den kontrahierten Zustand, in dem die Muskelmanschette verhältnismäßig lang und rohrförmig ist, gilt das von Mall angegebene Schema für die mittleren Lymphgefäße (Abb. 1). Hier können wir meist ganz leicht eine äußere Längsmuskulatur, eine mittlere, mehr ringförmig verlaufende Schicht und innere Längsmuskulzüge am Längs- und Querschnitt erkennen (Abb. 4 und 5). Schräg- und Flachschnitte (Abb. 3 und 6) bestätigen die Mall'sche Beobachtung, daß es sich dabei um ein spiralgiges Geflecht von Muskelfasern handelt, dessen Spiralzüge in den äußeren und inneren Schichten einen steilen und in der mittleren Schicht einen

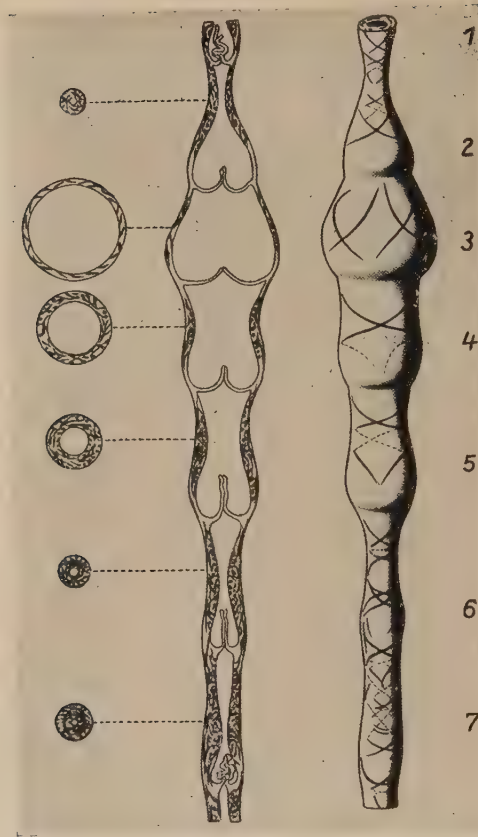


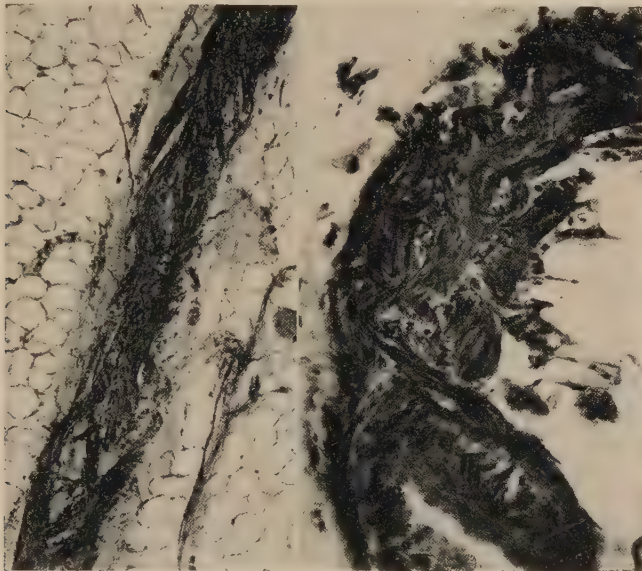
Abb. 2. Schematische Darstellung der Formänderung (rechts) und der Strukturänderung (Mitte und links) bei den Kontraktionen eines mittleren mesenterialen Lymphgefäßes beim Menschen und Meerschweinchen. Die rechts eingezeichneten Spiralen sind Beispiele einzelner Fasern bzw. Faserzüge, die durch die Wand durchscheinend gedacht sind. Die punktierten Abschnitte deuten ihren Verlauf in der Rückwand an

flacheren Steigungswinkel haben. Sie zeigen weiterhin, daß die Muskelzüge von einer Schicht in die andere einstrahlen.

Allerdings ist die Dicke der Muskelmanschette in kontrahiertem Zustand nicht überall gleich. Sie scheint in der distalen Hälfte stärker zu sein als in der proximalen (Abb. 4 a und b). Da aber die Muskulatur sich weitgehend über den flüssigen Inhalt des Klappensegmentes zu verschieben vermag, wie wir bald sehen werden, ist ein solches Bild nur als ein Funktionszustand anzusehen und kann nur im Gesamtablauf der Bewegung verstanden werden. In einem andern Funktionszustand erscheint gerade der klappen-nahe, distale Teil besonders muskelarm (Abb. 4 b unten und 6).



Vergleicht man nun die Muskelmanschette in verschiedenen Funktionszuständen, so findet man sie bei prall gefüllten Klappen-segmenten immer schwach ausgebildet und ohne deutliche Schich-tung in steilere oder flachere Spiralzüge. Zeichnerische Rekon-struktionen lassen dann auch erkennen, daß die Winkel der Spiralzüge nahezu ausgeglichen sind und sich Werten von  $45^{\circ}$  nähern. Hie und da finden sich jedoch an solchen ballonartig auf-



3 a

3 b

Abb. 3. Längsschnitt durch die Wand von mesenterialen Lymphgefäßen. Beachte die Verflechtung der Muskelfasern mit verschiedenen Steigungswinkeln und ihre lockere Anordnung, 3a Vergr. 120 mal; 3b Vergr. 240 mal. Unten ist das Lumen getroffen und die drei Schichten der Wand sind erkennbar. In der Mitte die Verflechtungen der äußeren und mittleren Schicht

getriebenen Abschnitten einzelne Längsbündel in der äußersten Schicht der Längswand. Die Schichtung der Muskelfasern hat sich entfaltet, um das vielfach größere Lumen so gleichmäßig als möglich zu umfassen. Die Aufblähung eines Gefäßabschnittes kann nur durch die Kontraktion distalerer Nachbarabschnitte und durch die Erschlaffung der segmenteigenen Muskulatur bedingt sein. Das geht daraus hervor, daß die aktiv nicht verstellbaren Teile, nämlich die Klappenbasis, die fast nur aus kollagenem Material besteht, zuerst gedehnt wird (Abb. 4 b oben, 4 c und 8).

Ist ein Klappenabschnitt prall gefüllt, so nimmt seine Muskulatur die Tätigkeit auf und preßt den Inhalt durch die proximale

Klappe in das nächste Segment. Dabei ist an den Schnitten wie an den lebenden Lymphgefäßen eine typische Taillenbildung zu Beginn des Vorgangs festzustellen (Abb. 4 b und c). Sie beginnt in der proximalen Hälfte (Abb. 4 c, 2. Segment) und schiebt sich



Abb. 4. Längsschnitte durch Lymphgefäße mit verschiedenen Füllungsgraden. Vergr. 70 mal.

- a) Ampullenartige Auftreibung zu Beginn der Füllung. Die Muskulatur ist nur zum Teil entfaltet. Links oben ein kleineres Lymphgefäß in praller Füllung, kurz vor der Einmündung.
- b) Vier Klappensegmente. Das oberste (zentralste) ist noch in beginnender Füllung. Das zweite hat sich teilweise entleert. Das dritte und vierte ist maximal kontrahiert. Links unten liegt ein kleines, zuführendes Gefäß quergeschnitten, daß im Bereich des vierten Ks. einmündet.
- c) Das zweite Segment hat sich nach maximaler Füllung kontrahiert, Sanduhrform. Die Muskulatur deckt noch nicht überall den Inhalt, beginnt aber sich zu schichten. Der klappennahe Abschnitt ist aufgetrieben, die Muskulatur des ersten Ks. ist noch nicht entfaltet, das klappennahe distale Ende ist schon passiv gedehnt (s. auch Abb. 7 b)

distal unter weiterem Auspressen der Flüssigkeit weiter (Abb. 4 b). Dadurch wird das Lymphgefäßsegment erst in der proximalen Hälfte, dann in der Mitte sanduhrförmig eingeschnürt. Da mit der Kontraktion des prall gefüllten Segmentes auch der Abfluß in das nächste Segment beginnt, nimmt das umflossene Volumen ab, und die Muskelfasern schieben sich wieder zusammen unter gleich-

zeitiger Ausbildung von Faserschichten mit steileren und flacheren Steigungswinkeln.

Wenn wir also bei K ö l l i k e r die Angabe finden, daß die Dicke der Wand nicht dem Kaliber entspricht, so ist es durchaus möglich, ja bei den von K ö l l i k e r geschilderten Größenverhältnissen sogar wahrscheinlich, daß sich die Lymphgefäße nur scheinbar in der Dicke der Muskulatur unterschieden haben, daß er aber tatsächlich verschiedene Funktionszustände an sich gleichgebauter Lymphgefäßabschnitte gesehen hat.



Abb. 5. Querschnitt durch ein Lymphgefäß. Vergr. 240 mal. Die Wandschichten sind gleichmäßig ausgebildet. Beachte die Übergänge der Fasern von einer Schicht in die andere. Bei 5 Uhr ein isoliertes Längsbündel von Muskulatur in der Adventitia

Es ist aber auch noch eine andere „Fehlerquelle“ zu beachten. Wie aus allen Bildern klappennaher Wandstellen hervorgeht, und wie es besonders an ganz oder teilweise gefüllten Segmenten deutlich ist, läßt die Stärke der Muskulatur in Nähe des Klappensatzes auffällig nach oder verschwindet ganz. Möglicherweise verglich K ö l l i k e r klappennahe Abschnitte mit den Muskelmanschetten.

Wie müssen diesen muskelarmen Teil des Klappensegments, der ja zugleich die Klappenbasis ist, noch etwas genauer betrachten. Überall, wo wir die Klappenbasis in unseren Schnitten treffen (Abb. 4, 6—9), ist die Verminderung der Muskulatur an dieser Stelle, die ja auch die Verbindung zwischen den Segmenten darstellt, deutlich. Deshalb blähen sich auch an dieser Stelle die Klappensegmente bei Beginn der Füllung ampullenartig auf. Da aber diese Ampullen schließlich wieder vollständig entleert



werden können, wie sich aus dem histologischen Bild kontrahierter Segmente ergibt (Abb. 4, 6, 7a, 9), können sie dem Zugriff der Muskulatur nicht ganz entzogen sein. An gut liegenden Längsschnitten durch die Klappenbasis ganz oder teilweise kontrahierter Lymphgefäßsegmente (Abb. 6, 7a) sehen wir die vielfach gefalteten Klappen der Spitze eines dreieckigen Sporns aufsitzen, dessen Basis in die Fortsetzung der Muskelmanschette eingelassen zu sein scheint. Bei genauerer Betrachtung findet man diesen Sporn ge-



Abb. 6. Schrägschnitt. Vergr. 240 mal. Beachte Schichtung und Einstrahlung der Muskelfasern sowie ihre lockere Anordnung. An den beiden dreieckigen kollagenen Klappenbasen nur wenig längsverlaufende Muskulatur

bildet aus lockeren kollagenen Fasern, deren starke Wellung in diesem Zustand keine genauere Analyse ihres Verlaufes zuläßt.

Es sind auch feine elastische Elemente in diesem Sporn zu erkennen. Die kollagenen Fasern lassen sich zum Teil als Züge von der äußersten, adventitiellen Schicht des Lymphgefäßes bis zum Klappenansatz verfolgen. Wie schon erwähnt, überbrücken auch von der Längsmuskulatur ausgehende Fasern die Basis des Spornes (Abb. 7a rechts) oder es verbinden elastische Fasern, die sich als Sehnen äußerer Längsmuskelfasern erweisen, die durch die Klappenbasis getrennten Muskelmanschetten als „Zwischensehnen“ miteinander.

An gefüllten Lymphgefäßen sind die Klappenbasen verschwunden (Abb. 4, 7b und 8). Die Ansatzstelle

der Klappe ist ampullenartig gedehnt und das kollagene Geflecht des dreieckigen Spornes zur Umhüllung des Ampulleninhalts aufgebraucht. Ist die Füllung maximal, so liegt der Klappenansatz distal vom größten Durchmesser der Ampulle, worauf schon die älteren Autoren an Hand ihrer Injektionsapparate hingewiesen haben. Die Incisuren zwischen den maximal geblähten Segmenten, die einem Lymphgefäß, das unter unphysiologisch hohem Druck injiziert wurde, das charakteristische Aussehen einer Perlenkette geben, sind die Ansatzstellen der Klappen.



Ist die Füllung dagegen nicht maximal, so ist die Stelle des Klappenansatzes meist die Stelle der größten Aufbauchung (Abb 4 c). Die Dehnung des kollagenen Ringes, der uns am Längsschnitt als Sporn imponiert, geht also zunächst leicht vor sich, sie ist aber nicht so weit möglich wie die Dehnung der Wand oberhalb desselben. Das kollagene Material wird entfaltet, läßt aber eine Erweiterung dieses Ringes über ein bestimmtes Maß an dieser Stelle nicht zu. Das Ausmaß der Gefäßerweiterung darf ja auch,

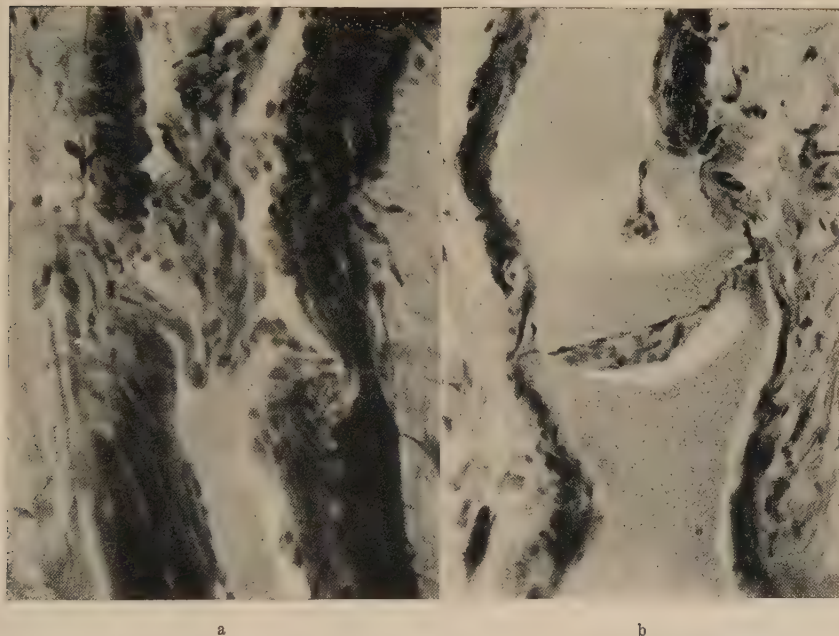


Abb. 7. a) Die Klappenbasis eines kontrahierten Ks. Vergr. 240 mal. Links der Zusammenhang der Klappenbasis mit der Adventitia und einzelne elastische Fasern. Rechts ist die Muskulatur der beiden Segmente durch elastische Sehnen überbrückt.

b) Ausschnitt aus Abb. 4 c. Vergr. 240 mal. Die Klappenbasis ist entfaltet und zeigt an dieser Stelle nur eine Muskelfaser links, die in eine elastische Zwischensehne übergeht

wenn Klappenschluß noch möglich sein soll, nicht über ein den Klappen entsprechendes Maß hinausgehen. Wie stark die sonst meist flottierend fixierten Klappen in der Querrichtung angespannt sein können, geht aus den Abbildungen 7 u. 8 hervor. Die pralle Füllung eines Segmentes führt durch das „Stellen“ der Klappen ganz automatisch auch zu einer Erweiterung der proximalen Partien des vorhergehenden Segmentes, die — ebenfalls muskelarm — sich trichterförmig unter der Klappe erweitern (Abb. 8).

Da nur wenige elastische Zwischensehnen und einzelne Längsmuskelfasern die Klappenbasen überspringen, wird der Inhalt des Klappensegmentes durch den Druck der sich kontrahierenden Muskelmanschette nicht gleichmäßig über das ganze Klappensegment verteilt, sondern die Lymphe weicht nach beiden Seiten aus, soweit sie nicht in das nächste Segment abfließt. Hieraus resultiert die sanduhrförmige Einschnürung und eine gleichzeitige



Abb. 8. Kleineres Lymphgefäß. Vergr. 70 mal. Das rechte obere Klappensegment ist nahezu prall gefüllt. Das untere Segment mit Ausnahme der passiv gedehnten proximalen Partie kontrahiert. Links oben ein kleinerer kontrahierter Ast

Streckung des Klappensegmentes, die man in vivo auch bei jeder Kontraktion beobachten kann. Die Streckung des Gefäßabschnittes zeigt sich am lebenden Lymphgefäß als eine deutliche Bewegung in der Längsrichtung. Das hier beschriebene Zustandekommen der Ausbuchtung beider Enden eines Klappensegmentes läßt sich an einem abgeklemmten Stück Fahrradschlauch leicht demonstrieren, wenn man dieses in der Mitte mit der Hand einschnürt.

Erst wenn durch Auspressen eines großen Teiles Lymphe in das nächste Segment sich der Inhalt bedeutend verringert hat, kommen auch die intersegmentalen Verbindungen (Muskelfasern und elastische Zwischensehnen) zur Wirkung und komprimieren nun auch den klappennahen Teil, wobei sie durch dessen Raffung den

kollagenen Sporn der Klappenbasis wieder entstehen lassen. Wir können also diesen „Sporn“, der plastisch gesehen ein in das Lumen vorspringender Ring mit keilförmigem Querschnitt ist, als eine Reservefalte für die Aufblähung des Klappensegmentes betrachten. Gleichzeitig enthält er aber sein kollagenes Material in einer Anordnung, die eine Überdehnung der Klappe bei normalen Drucken ausschließt.

Soweit lassen sich die Befunde an den Schnittpräparaten auch ohne Lebendbeobachtung deuten. Sie lassen zweifellos den Schluß

zu, den auch schon Mall und Pfuhl gestützt auf die Lebendbeobachtungen anderer Autoren gezogen haben, nämlich daß die Lymphgefäße nicht einfach Rohre sind, die wie die Arterien enger und weiter gestellt werden können, sondern daß sie zu aktivem Lymphtransport durch Kontraktionen fähig sein müssen.

Die Unterschiede der Form und Struktur der Klappensegmente in den verschiedenen Funktionszuständen lassen sich zwanglos gar nicht anders deuten als unter der Annahme, daß die Muskulatur der Lymphgefäße zu rhythmischen Kontraktionen befähigt ist und die Lymphe vorwärts treibt. Weder durch eine *vis a tergo* noch durch eine *vis a fronte* können die gezeigten Bilder verursacht sein.

Wenn in der bisherigen Darstellung die typischen Veränderungen der Form der Lymphgefäßsegmente und der Anordnung ihrer Strukturen aufgezeigt wurden, so muß an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß es auch erhebliche Schwankungen in der Struktur der Klappensegmente gibt, die nicht durch den Funktionszustand erklärt werden können. Die Lymphgefäße sind in viel stärkerem Maße als die Arterien und mesenterialen Venen in dem sie umgebenden Gewebe befestigt. Ihre Adventitia läßt sich oft weder von den Muskelschichten noch von der Umgebung scharf abgrenzen, wie schon Mall ausgeführt hat. Dadurch entstehen starke individuelle Varietäten. Der Aufbau wird aber noch weiterhin kompliziert durch die vielen Abzweigungen und Einmündungen, die ja den Injektionspräparaten das typische makroskopische Bild vieler paralleler, dünner Gefäße mit reichlicher Anastomosierung ergeben. Treten solche Verzweigungen auch im histologischen Bild an Zahl etwas mehr in den Hintergrund, so verändern sie doch andererseits den Aufbau so vielfältig, daß es oft am Schnittpräparat nicht möglich ist, alle Gewebsteile eindeutig zuzuordnen. Ein Beispiel von verwirrender Fülle zeigt Abb. 4c unten, wo nicht weniger als fünf kleinere Lymphgefäße in einen größeren Stamm einmünden. Auf dem Bild sind die Öffnungen von drei Gefäßen zu erkennen und darunter das Lumen eines vierten. Solche Bilder deuten zu wollen, ist ganz unmöglich, da die einzelnen Muskelfasern in ihrem verschlungenen Lauf mehrere Gefäße gleichzeitig oder nacheinander tangieren. Auch die Abb. 4a zeigt am unteren und oberen Ende des Lymphgefäßes, wie sich die Verhältnisse bei Einmündung mehrerer Gefäße (unten) oder auch nur eines (oben) komplizieren.

Bevor wir uns mit den Lebendbeobachtungen befassen, wollen wir nochmals die Punkte zusammenstellen, die besonders deutlich für einen aktiven Lymphtransport auch beim Menschen sprechen:

1. Im Zuge eines Lymphgefäßes kommen Phasen verschiedener Füllung hintereinander vor. Diese Phasen lassen den Ablauf des Geschehens bis zu einem gewissen Grade erschließen.
2. Die Verteilung der Muskulatur in verschiedenen Füllungs- und Kontraktionszuständen läßt sich nur erklären unter der Annahme, daß diese durch ihre Kontraktion die Formänderungen hervorgerufen hat.
3. Das Verhalten der Klappen und klappennahen Abschnitte ist ebenfalls ohne eine formverändernde Tätigkeit der Muskulatur nicht vorstellbar.
4. Ein Transport in Schüben, wie er sich aus den histologischen Bildern ergibt, kann weder durch eine *vis a tergo* noch durch eine *vis a fronte* bedingt sein. Die fördernde Kraft muß in den Lymphgefäßen selbst liegen.

### Der Lymphtransport im Mesenterium des Meerschweinchens

Um das durch die Untersuchung der Schnittpräparate gewonnene Bild des aktiven Lymphtransportes zu stützen und möglicherweise weiter auszubauen, ergänzte ich diese Untersuchung durch Lebendbeobachtung des Lymphtransportes im Mesenterium des Meerschweinchens. Aktive Kontraktionen sind bei diesen Lymphgefäßen schon sehr früh von Heller 1869 gesehen und ausführlich beschrieben worden. Seine Beobachtungen wurden wiederholt und teilweise ergänzt von Sappey, Lieben, Heller, Florey I und II, Clark, E. R. und Clark, E. L., Henry und Webb.

Heller (1869) beschreibt „eine besondere rhythmische Bewegung, welche einen von allen anderen rhythmischen Bewegungen des Organismus unabhängigen Typus einhält“. „Der Kontraktion des peripherischen Abschnittes geht eine Dilatation des zentralen kurz voraus.“ Der Rhythmus in zwei benachbarten parallelen Lymphgefäßen ist nach Heller der gleiche, aber die Systolen sind nicht synchron. Der Lymphstrom durch die Klappe beginnt schon vor der Kontraktion des peripherischen Abschnittes, wird aber durch diesen stark beschleunigt. Heller beobachtete durchschnittlich zehn Kontraktionen in der Minute. Jede Kontraktion dauerte etwa 6 Sekunden.



Florey sieht am Meerschweinchen ebenfalls durchschnittlich 8—10 Kontraktionen in der Minute, maximal 22 Kontraktionen. Gelegentlich traten Pausen bis zu 15 Sekunden auf. Im Allgemeinen verstrichen 2—3 Sekunden zwischen den Kontraktionen. Vor der Systole findet er ebenfalls eine Diastole, die unmittelbar der Systole folgt. Die Gefäße verharren etwas in der Diastole. Die Wand der Gefäße ist auch an der Insertionsstelle der Klappen kontraktile. Sie wird proximal von den Klappen in der Diastole ausgebuchtet. Solange die Darmtätigkeit erhalten war, füllten sich die Lymphgefäße, wenn sie selbst nicht mehr arbeiteten, ein kurzes Stück weit mit Lymphe. Der Kontraktionsvorgang war segmental. In einer zweiten Arbeit untersucht Florey bei verschiedenen Säugern die Lymphgefäßtätigkeit und findet sie regelmäßig bei Meerschweinchen und Ratte, dagegen nicht bei Katze, Hund, Kaninchen, Eichhörnchen, Igel, Maus, Schwein und Mensch (1 Fall). Die Lymphgefäße dieser Arten sind zwar auch kontraktile, zeigten diese Eigenschaft aber nur bei besonderen Reizen. Bei der Katze, die er besonders gut studiert hat, findet er Kontraktionen nach Adrenalin und Sympathikusreizung. Eine histologische Untersuchung von Carleton und Florey zur Klärung dieses Unterschiedes blieb ohne Erfolg.

Webb hat an den mesenterialen Lymphgefäßen der Ratte Beobachtungen gemacht und einige Stadien des Bewegungsvorganges photographisch festgehalten. Er unterscheidet zwei Phasen: Die erste ist eine langsame Bewegung, welche die Aufreibung des Sinus beseitigt, die zweite bringt zentralwärts fortschreitend schnell das Lumen fast zur Obliterierung. Dieser Phase folgte die Erschlaffung der Wand. Die Kontraktionen werden als segmental, begrenzt auf die Stelle zwischen den Klappen beschrieben. Doch scheint Webb jedes Segment mit dem Nachbarsegment verbunden zu sein, so daß die Kontraktionen die Flüssigkeit wie in einem einheitlichen Gefäßrohr bewegen.

Aus diesen Angaben, die ich den gründlichsten Arbeiten entnehme, konnte ich kein sicheres Bild gewinnen. Während Heller den besonderen Charakter des Bewegungsvorganges hervorhebt, beschreibt ihn Florey als einen „peristaltischen“. Webb dagegen gibt wieder eine Darstellung, die an dem nicht peristaltischen Charakter keinen Zweifel läßt. Die anderen Autoren geben keine genauere Beschreibung, mit Ausnahme von Clark und Clark, die aber die kleinen Lymphgefäße am gefensterten Ka-

ninchenohr untersucht haben, wo die Verhältnisse ganz anders zu sein scheinen.

Um mir eine eigene Vorstellung von dem Ablauf der Bewegungen bilden zu können, habe ich selbst beobachtet und fand einen recht komplizierten Bewegungstyp, dessen einzelne Phasen aber gut mit den Bildern übereinstimmen, die ich in den Schnittpräparaten des menschlichen Mesenteriums gefunden habe. Ich habe versucht, die Bewegung in einem schematischen Bild darzustellen (Abb. 2, rechts). Das Bild kann als eine Zusammensetzung zeitlich hintereinander folgender Vorgänge betrachtet werden. Es ist aber auch ein Augenblicksbild, in dem die Klappensegmente in verschiedenen Stadien festgehalten sind. Gleichzeitig stimmen diese Stadien mit den Formen überein, wie sie an den Schnittpräparaten in ähnlicher Weise hintereinander fixiert sind (z. B. Abb. 4).

Als Ausgangspunkt einer Beschreibung der Bewegungsabläufe nehme ich die Gefäßfüllung an, die in der schematischen Darstellung (Abb. 2) aufgezeigt ist. Von den 7 angezeigten Klappensegmenten (Ks.) ist das erste nur in seinem distalen Teil noch eben angeschnitten. Ks. 3 ist prall gefüllt, während 4 und 5 sich bereits mehr und mehr entleert haben. Ks. 6 ist praktisch leer und 7 maximal kontrahiert. Der Lymphstrom ist von 7 nach 1 gerichtet, wie schon die Klappenstellung erkennen läßt. Die pralle Füllung des 3. Ks. ist eine charakteristische Phase. Sie ist zustande gekommen durch mehrere rhythmische Kontraktionen der distalen Klappensegmente. Damit sie aber zustande kommen kann, muß Ks. 2 aktiv geschlossen bleiben. Wäre in diesem die Muskulatur nicht kontrahiert, dann müßte die Lymphe bei einer so prallen Füllung von 3 nach 2 weiterlaufen. Das tut sie aber nur so weit, als sich der distale Abschnitt des Ks. 2 in seinem muskelfreien, klappennahen Teil passiv dehnen läßt. Diese passive Dehnung wird noch unterstützt durch das Ausspannen seiner Klappenbasis, die mit der Dehnung des proximalen Endes von Ks. 3 erfolgt. Diese charakteristische Ampulle eines in seiner Muskulatur kontrahierten Gefäßabschnittes ist jedes Mal zu beobachten, bevor die Masse des Lymphstromes in dieses Segment weitergepreßt wird (Abb. 9). Auch Heller hat dies bereits gesehen, wenn er schreibt: „Der Lymphstrom durch die Klappe beginnt schon vor der Kontraktion des peripherischen Abschnittes, wird aber durch diese stark beschleunigt.“

Die pralle Füllung des 3. Ks. wird durch rhythmische Kontraktionen der distalen Segmente so lange gesteigert, bis ganz plötzlich der Lymphstrom zum nächsten Segment, in unserer Abbildung Ks. 2, weiterschießt (auf der Abbildung nicht dargestellt). Scheinbar sprengt der ansteigende Druck im 3. Ks. den Kontraktionszustand der Muskulatur des 2. Da aber bei der Auffüllung des 3. Ks. die Klappe des 2. gestellt bleibt, muß in dem 2. Segment während der Auffüllung des 3. ein höherer Druck als in diesem bestehen. Da dieser Druck den Kontraktionen der Segmente 4, 5 und anfangs auch 6 Widerstand leisten muß, damit überhaupt eine Füllung von 3 zustandekommen kann, ist zu überlegen, wie das möglich ist.

Ein Blick auf die Querschnittsbilder klärt diese Frage sofort. Die Lumina der nächsten distalen Segmente 3, 4 und 5 sind viel größer, und damit ist auch die Zahl der Flächeneinheiten größer, auf die in ihnen der Druck wirkt. Gleichzeitig ist aber die Wand des 2. Segmentes relativ dick. Die Muskulatur hat sich bei der maximalen Kontraktion in mehrere Schichten mit verschiedenen Steigungswinkeln übereinander geschoben. So steht für eine viel geringere Wandspannung, die ja dem Quadrat des Radius proportional ist, die gleiche oder eine noch dickere Muskulatur zur Verfügung. Schon aus dieser Überlegung ist ganz abgesehen von biologischen Erwägungen anzunehmen, daß die Muskulatur im 2. Segment beim Einstrom der Lymphe nicht gesprengt wird, sondern plötzlich erschlaft. Die Lymphe schießt nun in das 2. Segment ein, erst jetzt vermag sich das distal gelegene, bisher geblähte Segment zu kontrahieren. Heller: „Der Kontraktion des peripherischen Abschnittes geht eine Dilatation des zentralen kurz voraus.“ Meistens schießt der Lymphstrom nur ins nächste Segment. In rhythmischen Kontraktionen, die die distalen 2—3 Segmente erfassen, wird nun dieses Segment vollgepumpt. Die rhythmischen Kontraktionen scheinen als Wellen diese Segmente von distal her zu überlaufen. Aber ich konnte auch die Segmente sich unabhängig voneinander kontrahieren sehen.

Da diese Kontraktion verhältnismäßig rasch ablaufen, sind nicht alle Einzelheiten zu verfolgen. Schon das hier Vorgebrachte zu erkennen war nur möglich durch sehr häufige und lang andauernde Beobachtung der Bewegungsabläufe. Die Abklärung der Beobachtung wird besonders erschwert durch Längsverschiebungen der Lymphgefäßabschnitte während der Kontraktionen

und besonders beim Vorschießen der Lymphe von einem Segment in das nächste.

Es kommt dabei auch vor, daß die Lymphe nicht nur ein Segment mit einem Schwung überwindet, sondern daß sie mehrere Segmente weit vorgetrieben wird. — Die Zahl der „Kontraktionen“ wird in der genannten Literatur mit etwa 10 pro Minute angegeben. Ich möchte diese Zahl dahin präzisieren, daß bei einem frischen, gut funktionierenden Lymphgefäß 10—12 Lymphschübe in der Minute transportiert werden. Jeder Lymphschub setzt sich aber aus mehreren Kontraktionen zusammen, wobei die Kontraktionen allerdings mit zunehmender Füllung des Spitzensegmentes eines Schubes bis zum Weiterlauf immer mehr isometrisch werden. Um den ganzen Vorgang und vor allem die Längsverschiebungen voll zu erfassen, reicht die Beobachtung ohne Dehnung der Zeit nicht aus. Leider sind Filmaufnahmen mit Zeitlupe bisher aus apparativen Gründen nicht möglich gewesen. Wir müssen uns also mit unserem Beobachtungsgut bescheiden. Dabei lassen sich aber schon folgende wichtige Punkte klar herausstellen:

1. An dem schubweisen Transport, wie er in den mesenterialen Lymphgefäßen des Menschen in fixiertem Zustand erscheint, ist bei den entsprechenden Lymphgefäßen des Meerschweinchens kein Zweifel möglich.
2. Die Formen der einzelnen Phasen des Transportes sind beim Meerschweinchen und Menschen gleich.
3. Der schubweise Transport wird nicht durch eine einmalige Kontraktion der Klappensegmente erreicht, sondern durch einen komplizierteren Kontraktionsvorgang, der mehrere rhythmische Kontraktionen einzelner oder einiger Klappensegmente umfaßt.
4. Die Kontraktionen der Klappensegmente erfolgen segmental, sind aber zeitlich sinnvoll miteinander gekoppelt.
5. Es kommt während der Tätigkeit zu Längsverschiebungen des Lymphgefäßabschnittes.

Die Tatsache, daß zu einem einmaligen Schub mehrere Kontraktionen notwendig sind, erklärt vielleicht am besten die starken Änderungen der Steigungswinkel, die am histologischen Präparat beobachtet werden können. Es ist ja auch beim Uterus bekannt, daß eine Dauerwehe die Ausstoßung der Frucht nicht fördert, da die Wehenpause zur Umlagerung der Muskulatur notwendig



ist (Goerttler, Wolf). Die Längsverschiebung kann einfach eine Folge der Abkuglung und ihrer Aufhebung des prall gefüllten Segmentes sein. An den histologischen Präparaten erscheint eine Streckung des Klappenabschnittes mit zunehmender Kontraktion (siehe Abb. 2, Längsschnitt).

Um nun die Lebendbeobachtungen am Mesenterium des Meerschweinchens mit den Schnittpräparaten der menschlichen Lymphgefäße vergleichen zu können, wurden Meerschweinchenmesenterien nach dem Stillstand ihrer Lymphgefäße in der gleichen Art wie das menschliche Material aufgearbeitet. Abgesehen von der Tatsache, daß beim Meerschweinchen nicht so große und daher muskelreiche Gefäße wie beim Menschen vorkommen, zeigen die Gefäße aber so vollkommene Übereinstimmung im konstruktiven Bau, daß ihre Unterscheidung ohne Kenntnis der Herkunft des Materials kaum möglich ist. Schon Florey (1927 II) konnte keinen Unterschied im Bau der mesenterialen Lymphgefäße der verschiedenen Säuger finden (Abb. 9). Die verschiedenen Zustände zeigen auch hier deutlich differente Anordnung der Muskelfasern, wie wir sie oben vom Menschen kennengelernt haben.



Abb. 9. Die Grenze zweier Klappen-segmente aus dem Mesenterium eines Meerschweinchens. Vergr. 240 mal. Die Schichtung und kreuzweise Überschneidung der spiraligen Muskelfasern ist deutlich. Äußere Längsmuskelfasern fehlen den kleinen Gefäßen häufig

Wenn man die lebhafteste Bewegung der kleinen Lymphgefäße des Meerschweinchens gesehen hat, ist es erstaunlich, wie gering die Muskulatur in ihnen oft ausgebildet ist.

Man muß sich bei der Beobachtung der Lymphgefäße laparotomierter Tiere die Frage vorlegen, in wieweit die Operation den ganzen Vorgang verzerrt. Ich berichtete oben, daß in den ersten Minuten nach Vorlagerung des Darmes die Lymphgefäße zunächst stillliegen und daß sie auch mehrfach überhaupt nicht mehr in Gang gekommen sind. Sicherlich bedeutet also die Operation und

Vorlagerung der Darmschlingen einen Insult für den Bewegungsablauf. Dieser Insult kann aber nicht sehr stark gewesen sein, wenn der Lymphtransport an den vorgelagerten Darmschlingen 3—4 Stunden hindurch zu beobachten war. Das Verlöschen der Tätigkeit der Lymphgefäße erfolgt ziemlich plötzlich. Im Laufe einiger Minuten werden dann die Kontraktionen der Segmente matter, unregelmäßiger und gehen schließlich in Zuckungen einzelner Muskelfasern über. Der Beginn dieser Störung zeigt sich dadurch an, daß die Anzahl geordneter Lymphschübe auf einen bis zwei Schübe pro Minute absinkt. Der pathologische Zerfall der Bewegung ist so prägnant, daß man schon eine besondere Form des Ablaufes bei laparotomierten Tieren solcher mit integren Eingeweiden entgegenstellen müßte, wenn man die beobachteten Verhältnisse als nicht der Norm entsprechend bezeichnen wollte.

Herr Prof. F. B ü c h n e r - Freiburg machte mich darauf aufmerksam, daß bei Menschen, die im Kreislaufkollaps gestorben sind, häufiger eine pralle Füllung der gesamten Lymphgefäße des Mesenteriums gefunden wird, wie sie sonst nicht zu sehen ist. Die Lähmung der glatten Muskulatur des Kreislaufapparates hat offensichtlich auch die Lymphgefäße erfaßt, so daß sie nicht mehr in der Lage sind, die Lymphe weiter zu transportieren. Wie aber ist ihre Füllung zu erklären? Hier wird die Untersuchung der intramuralen Lymphgefäße des Darmes notwendig.

### Die intramuralen Lymphgefäße des Darmes

Mit den ersten Anfängen der Lymphbahn habe ich mich nicht beschäftigt. In der Submucosa des Darmes finde ich die Lymphgefäße als lange muskelarme, ja oft muskellose Rohre, die im Vergleich zu den mesenterialen Lymphgefäßen weniger Klappen zu tragen scheinen und dort, wo die Muskulatur fehlt oft von einer feinen, elastischen Faserschicht überzogen sind. Ob nicht doch auch an den feinen Lymphgefäßen Perizyten oder ähnliche kontraktile Zellelemente vorkommen, wie sie von B e n n i n g h o f f (1926) und Z i m m e r m a n n an den Kapillaren eingehend beschrieben wurden, kann ich nicht entscheiden, da ich keine spezifische Färbung vorgenommen habe. In der Mehrzahl finde ich sie aus längeren Segmenten mit einer ausgesprochenen Muskelmanschette aufgebaut, wie es P f u h l für die Lymphgefäße im Omentum maius der Ratte beschrieben hat. Die längeren muskelfreien Partien distal und zentral der Manschette lassen den typischen Aufbau,

wenn auch etwas abgewandelt, aus Klappensegmenten erkennen und legen die Vermutung nahe, daß auch in ihnen die Lymphe aktiv transportiert wird. Sie bieten im Vergleich zu den kleinen Lymphgefäßen des Mesenteriums und des Omentum maius (Pfuhl und Wiegand) nichts Besonderes.

Beim Durchtritt durch die Muscularis propria vereinigen sich mehrere dieser Rohre zu dickeren Gefäßen. Der Eintritt der Rohre in das Muscularis-propria-Gefäß wird begrenzt durch eine Klappe, die aber nach unserer Bezeichnung bereits dem dickeren Gefäß angehört, wenn sie auch für jedes Submucosa-Rohr eigens aus-



Abb. 10. Intramurales Lymphgefäß aus dem menschlichen Dünndarm. Nach einer Photographie durchgezeichnet. Vergr. 120 mal. Beachte die eingepaßte Lage zwischen Ringmuskelbündeln und die dünne muskelfreie Wand

gebildet wird. Die Propria-Gefäße besitzen nur ganz spärliche Muskelfasern. Charakteristisch für sie ist der Einbau in die Muskellagen des Darmes. Sie verlaufen immer zwischen zwei Muskelbündeln und besonders häufig in den Zwickeln der Bündel. An den Längsschnitten durch das Darmrohr ist dies besonders an der inneren Ringmuskelschicht leicht zu beobachten, die in schräg hintereinander stehenden Bündeln (Goerttler 1932) angeordnet ist (Abb. 10).

Die Blutgefäße sind beim Durchtritt durch die Darmwand von der Darmmuskulatur durch Bindegewebe und vor allem durch die auslaufenden Fasern der elastischen Hüllschicht (Horstmann) getrennt. Im Gegensatz dazu sind die Lymphgefäße unmittelbar an die Muskelbündel der Muscularis propria angebaut, so daß es oft nicht leicht ist, die Grenze zwischen der Gefäßwand

und dem Muskelbündel festzulegen. Dieser enge Kontakt gerade an den Grenzstellen zweier Muskelbündel setzt die dünnwandigen Lymphgefäße und ihren Inhalt dem Druckspiel bei Kontraktionsvorgängen der Darmmuskulatur unmittelbar aus. Zwischen Ring- und Längsmuskulatur und durch die Längsmuskulatur hindurch verlaufen zwar die Lymphgefäße in der Nachbarschaft der Blutgefäße, aber sie bleiben außerhalb der elastischen Hüllschicht und deren Verankerung in der Ring- und Längsmuskulatur des Darmes. Ich habe schon 1945 auf diesen Unterschied des Einbaues zwischen den Lymphgefäßen und den Arterien und Venen hingewiesen. Wenn die elastische Hüllschicht der Blutgefäße und ihre trichterförmige Verankerung in den Muskelschichten des Darmes eine Schutzeinrichtung der Gefäße bedeutet vor Druck- und Zugwirkungen der Darmmuskulatur, so liegen also die Lymphgefäße außerhalb dieser Einrichtungen und sind solchen Einwirkungen in besonderem Maße ausgesetzt, da sie in unmittelbarer Nähe der Muskulatur und in den Aussparungen zwischen deren Bündeln verlaufen. Für ihr großes Kaliber besitzen sie eine auffallend dünne Wand, die nur durch ein spärliches elastisches Gitter und durch zarte kollagene Fasern verstärkt ist, aber nur vereinzelte Muskelfasern und nie eine zusammenhängende Muskelschicht enthält. So vermögen sie verformenden Druckkräften von außen keinen nennenswerten Widerstand entgegenzusetzen. Die Druckveränderungen innerhalb der Muskelschicht des Darmes werden sich also in unverminderter Stärke dem Inhalt der Lymphgefäße mitteilen. Bei Drucksteigerungen verhindern die Klappen an den Einmündungsstellen der Submucosa-Rohre den Rückstrom in die distaleren Partien. Der Chylus muß deshalb in die mesenterialen Lymphgefäße abfließen. Durch die Art des Einbaues wirkt also die Tätigkeit der Darmmuskulatur wie eine Lymphpumpe, die bei jeder Kontraktion die zwischen ihren Bündeln verlaufenden Lymphgefäße auspreßt. Dieser Effekt läßt sich beim überlebenden Meerschweinchendarm bei Kontraktionen erkennen und ist dann besonders sichtbar, wenn die Lymphgefäße selbst keinen Transport mehr zuwege bringen. Er ist auch von *Fl o r e y* (1927, I) beobachtet worden. Die Kontraktion der Darmmuskulatur stellt also bei dem Transport der Darmlymphe eine *vis a tergo* dar. Sie spielt jedoch keine sehr große Rolle, wenn die Lymphgefäße in voller Tätigkeit sind, da durch deren Tätigkeit die von der Darmkontraktion geförderte Lymphe im Eigentransport der mesenterialen Lymph-



gefäße so schnell weitergeleitet wird, daß es normalerweise zu keiner zusammenhängenden Füllung kommt. Sie entsteht erst, wenn die Lymphgefäße längere Zeit gelähmt sind.

### Das erste postmurale Segment der mesenterialen Lymphgefäße

Die Lumina der Lymphgefäße der Muscularis propria sind durchweg weiter als die der mittleren mesenterialen Lymphgefäße. Beim Menschen treten sie vornehmlich an den Eintrittsstellen der Blutgefäße, wenn auch außerhalb der Trichter, aus. Daraus ergibt



Abb. 11



Abb. 12

Abb. 11. Erstes postmurales Segment. Vergr. 70 mal. Links eine Arterienwand mit dicker elastischer Hüllschicht. Unterhalb der Bildmitte zwischen Arterie und Lymphgefäß ein Muskelbündel, das aus der Längsmuskulatur des Darmes aufsteigt und in der elastischen Hüllschicht verankert ist. Das Lymphgefäß bleibt außerhalb. An der verjüngten Stelle enthält seine Wand Muskulatur

Abb. 12. Flachschnitt durch den postmuralen Lymphsack. Vergr. 310 mal. Elastisches Netz, keine Muskulatur

sich, daß bei der Kontraktion des Darmes ein großer Schwall Lymphe sich in die Mesenterialgefäße ergießt, deren Größe diesem Zustrom nicht angepaßt erscheint. Eine besondere Differenzierung der ersten postmuralen Klappensegmente trägt diesen Verhältnissen nun in auffälliger Weise Rechnung (Abb. 11). Das erste Klappensegment der mesenterialen Lymphgefäße ist nämlich zu einem großen sackartigen Gebilde umgeformt.

Von dem intramuralen Lymphgefäß, das in diesen Sack einmündet, ist er durch eine Klappe getrennt. Seine Wand besteht aus zwei deutlich voneinander getrennten Abschnitten: Aus einem bauchigen, elastischen Teil, der an die distale Klappe anschließt, und einem proximalen, wie ein Flaschenhals sich verjüngenden Teil, der eine kräftige Muskulatur besitzt. Der ampulläre Abschnitt ist mit einem elastischen Netz überzogen (Abb. 11 und 12), in das hinein vom muskulären Halsteil längsgerichtete Fasern einstrahlen. Diese finden in dem elastischen Gitter ihren Ansatz, wie das von Benninghoff (1927 und 1928) und Nagel mehrfach bei den verschiedensten elastisch-muskulösen Systemen dargestellt wurde. Funktionell kann diese Einrichtung nur den Sinn haben, daß dieser große Sack, der ja in unserer Abb. 11 nicht einmal prall gefüllt ist, den Schwall der Lymphe, wie er sich bei der Kontraktion aus den großen intramuskulären Abschnitten ergießt, hier zunächst aufgefangen wird. Die dabei von der Darmmuskulatur geleistete Arbeit wird in dem elastischen Netz wie in einem Blasebalg gespeichert. So kann während der Darmruhe dauernd aus diesem Sack die Lymphe in die proximalen Abschnitte abgegeben werden, wo sie in Schüben weitertransportiert wird. In gewissem Sinne haben wir hier also eine ähnliche Windkesselkonstruktion, wie sie von Benninghoff (1928) an der Aorta aufgedeckt wurde. Allerdings handelt es sich in unserem Falle nur um eine kleinere lokale Einrichtung, die für den Gesamttransport der Lymphe aus dem Darm von geringerer Bedeutung ist.

Hiermit haben wir für den Chylus-Transport ein zusammenhängendes Bild gewonnen, dessen Einzelheiten gut ineinander gepaßt sind und eine zwar komplizierte, aber auch sehr sinnvolle Zusammenarbeit ergeben. Die besondere Ausgestaltung des ersten postmuralen Klappensegmentes zeigt außerdem eindeutig, daß die Lymphgefäße als eine Aufreihung strukturell und funktionell in großem Ausmaße selbständiger Elemente aufzufassen sind. Daß ihre gemeinsame Tätigkeit zu einem gleichmäßigen, in Schüben fließenden Transport der Lymphe führt, wie wir ihn an gut arbeitenden Lymphgefäßstrecken im Mesenterium des Meerschweinchens sehen können, zeigt aber auch, wie diese hintereinander geschalteten Funktionseinheiten reibungslos in ihrer Tätigkeit zu einer höheren funktionellen Einheit zusammengefaßt werden können. Damit bieten sie ein weiteres Beispiel für die hierarchische Ordnung auch der Funktionen, auf die Benninghoff (1936 und

1939) vielfach hingewiesen hat. Möglicherweise realisieren die in der Wand der Lymphgefäße immer wieder aufgefundenen Ganglienzellen (Florey, Mall, eigene Beobachtung) das Zusammenspiel der hintereinander gelegenen Abschnitte.

### Ergebnisse der Untersuchung

An Hand von Präparaten menschlicher Mesenterien, die verschiedene Phasen des Lymphtransportes zeigen, wird im ersten Teil der Arbeit die funktionelle Struktur der mesenterialen Lymphgefäße untersucht. Dabei ergibt sich, daß die Lymphgefäße von Klappe zu Klappe segmental aufgebaut sind, und daß die Funktionszustände von Klappensegment zu Klappensegment wechseln können.

Die Klappensegmente stellen die funktionellen Einheiten der Lymphgefäße dar. An jedem Klappensegment läßt sich proximal und distal ein muskelarmer, klappennaher Abschnitt erkennen, an dem die Klappenbasis entspringt. Dazwischen liegt die mehr oder weniger kräftige Muskulatur.

Ihre Anordnung ist von dem jeweiligen Funktionszustand abhängig. Die Untergliederung der Wand in Intima, Media und Externa verschwindet bei der diastolischen Erweiterung eines Klappensegmentes, die Unterschiede der Steigungswinkel in den Muskellagen gleichen sich dabei aus. Diese Verschiebung wird erleichtert durch die lockere Anordnung der Muskulatur. In der Systole rücken die Muskelfasern wieder enger zusammen, unter Wiederherstellung verschiedener Steigungswinkel entsteht auch die Schichtung wieder in eine äußere Lage mit steil gestellten, mehr längs verlaufenden Spiralzügen, in eine mittlere Lage mit mehr ringförmig verlaufenden Fasern und in innere Längsmuskelszüge.

Der klappennahe muskelarme Abschnitt springt in kontrahiertem Zustand als keilförmiger Ringwulst ins Lumen vor und bildet die Klappenbasis. Im Zustande der Dilatation ist er ampullenförmig aufgebläht und entfaltet.

Diese funktionellen Veränderungen lassen sich nur durch aktive Formveränderungen (Kontraktionen) der Gefäßwandmuskulatur erklären.

Im zweiten Teil wird der komplizierte Bewegungsablauf an den mesenterialen Lymphgefäßen des Meerschweinchens an Hand einer schematischen Abbildung beschrieben. Beim Meerschwein-

chen kann man den Lymphtransport in Schüben beobachten. Die auftretenden Formänderungen stimmen mit den im menschlichen Mesenterium fixierten Formen überein. Auch histologisch ist zwischen den mesenterialen Lymphgefäßen des Meerschweinchens und denen des Menschen kein prinzipieller Unterschied feststellbar.

Im dritten Teil werden die menschlichen Lymphgefäße, die die Muscularis propria durchsetzen, genauer untersucht. Sie zeichnen sich durch große Kaliber und schwache Wände aus und sind lückenfüllend in die Muskelbündel des Darmes so eng eingebaut, daß deren Kontraktion sie auspressen muß.

Der dadurch in die mesenterialen Lymphgefäße eingepreßte Lymphschwall wird durch das erste postmurale Segment aufgefangen. Dieses ist sackartig erweitert und mit einer besonderen elastischen Schicht ausgerüstet.

Nur unter der Vorstellung eines aktiven Transportes in den Lymphgefäßen des menschlichen Mesenteriums lassen sich alle histologischen Ergebnisse eindeutig in ein zusammenhängendes Bild bringen.

## **Über die funktionelle Struktur der mesenterialen Lymphgefäße**

### **Zusammenfassung**

Die mesenterialen Lymphgefäße des Menschen sind eine Folge von Klappensegmenten mit gleichartigem Aufbau. Sie transportieren die Lymphe in Schüben, wie es am Meerschweinchenmesenterium in vivo studiert werden kann. Die Lymphgefäße können beim Durchtritt durch die Muscularis propria von dieser ausgepreßt werden. Der Lymphschwall wird durch das sackartige, erste postmurale Segment aufgefangen.

## **О функциональной структуре мезентериальных лимфатических сосудов**

### **Краткое содержание**

Мезентериальные сосуды человека являются рядом однородных сегментов с клапанами. Они проводят лимфу толчками, что можно изучать на брыжейке живых морских свинок. При проходе через muscularis propria они могут выжиматься ею. Поток лимфы принимается первым мешкообразным постмуральным сегментом.



## On the Functional Structure of the Mesenterial Lymphatic Vessels

## Summary

The mesenterial lymphatic vessels in man represent a continuous series of segments with equal architecture provided with valves. They transport the lymph by shoves, which can be studied in vivo on the mesenterium of guinea-pigs. On passing the muscularis propria the lymphatic vessels can be pressed out by the latter. The lymph flood is taken up by the sack-like first postmural segment.

Sur la structure fonctionnelle des vaisseaux lymphatiques  
mésentériques

## Résumé

Les vaisseaux lymphatiques mésentériques de l'homme constituent une série de segments munis de valves à structure homogène. Ils transportent la lymphe par poussées, ce qui peut être étudié in vivo sur la mésentère du cobaye. Il se peut que les vaisseaux lymphatiques, lorsqu'ils passent la muscularis propria, soient exprimés par celle-ci. La vague lymphatique est recueillie par le premier segment postmural, qui ressemble à un sac.

## Schrifttum

Baltisberger, A.: Lymphgefäße der Lunge. *Z. Anat.* **61** (1921). — Bartels, P.: Das Lymphgefäßsystem. Bardelebens Handbuch der Anatomie **3** (Jena 1909). — Benninghoff, A.: Über die Formenreihe der glatten Muskulatur u. die Bedeutung der Rougetschen Zellen an den Kapillaren. *Z. Zellforsch.* **4** (1926). — Ders.: Über die Beziehungen zwischen elastischem Gerüst und glatter Muskulatur in der Arterienwand und ihre funktionelle Bedeutung. *Z. Zellforsch.* **6** (1927). — Ders.: Über das elastische Gerüst der Aorta. *Anat. Anz.* **66** Erg.-H. 1928. — Ders.: Blutgefäße und Herz, Handbuch d. mikrosk. Anat. Bd. VI/1 Berlin 1930. — Ders.: Form und Funktion II. *Z. ges. Naturw.* **2** (1936). — Ders.: Organische Form und Dynamik. *Schr. wiss. Akad. Kiel*, **8**, (1939). — Carleton, H. M. u. Florey, H. The mammalian lacteal; its histological structure in relation to its physiological properties. *Proc. roy. Soc. London* **102** (1927). — Clark, E. R. u. Clark, E. L. Observations on the new growth of lymphatic vessels as seen in the transparent chambers introduced into the rabbits ear. *American Journal Anat.* vol. **51** (1932). — Fischer, E.: Eine einfache Methode zur Darstellung der Lymphgefäße durch parenchymatöse Injektion von Luft. *Arch. klin. Chir.* **176** (1933). — Flemming, W.: Zur Anatomie kleiner Lymphgefäße. *Arch. mikr. Anat.* **12** (1876). — Florey,

H.: Observations on the contractility of lacteals. Part. I. J. physiol. **62** (1927). Part. II. ibidem. **63** (1927). — Goerttler, K.: Die Architektur d. Muskelwand des menschl. Uterus und ihre funktionelle Bedeutung. Morph. Jb. **65** (1930). — Ders.: Der konstruktive Bau der menschlichen Darmwand. Morph. Jb. **69** (1932). — Hasse, C.: Fragen und Probleme auf dem Gebiete der Anatomie und Physiologie der Lymphwege. Arch. Anat. 1909. — Heller, A.: Über selbständige rhythmische Kontraktionen der Lymphgefäße bei den Säugern. Zbl. med. Wiss. 1869. — Ders.: Über die Fortbewegung der Lymphe in den Lymphgefäßen. Zbl. Physiol. **25** (1911). — Hellmann, T.: Das Lymphgefäßsystem. Hdb. d. mikr. Anatomie VI, **1**, (1930). — Ders.: Lymphgefäße, Lymphknötchen u. Lymphknoten. Hdb. d. mikr. Anatomie. Bd. VI, **4**, (1943). — Henle, W.: Über die Lymphgefäße. Henles Handb. d. Anat. 1841. — Henry, C. G.: Studies in the lymphatic vessels and on the movement of lymph in the ear of rabbit. Anat. Record. **57** (1933). — Horstmann, E.: Über die Mesenterialgefäße und ihren Einbau in die Darmwand. Morph. Jb. **89** (1943). — Jossifow, G. M.: Das Lymphgefäßsystem des Menschen. Jena 1931. — Kölliker, A.: Von den Lymphgefäßen in Köllikers Gewebelehre des Menschen 1854. — Lieben, S.: Über die Fortbewegung der Lymphe in den Lymphgefäßen. Zbl. Physiol. **24** (1911). — Mac Callum, W. G.: Die Beziehung der Lymphgefäße zum Bindegewebe. Arch. Anat. 1902. — Mall, G. D.: Über den Wandbau der mittleren und kleineren Lymphgefäße des Menschen. Z. Anat. **100** (1933). — Nagel, A.: Die Bedeutung elastisch muskulöser Systeme für die Ausbildung v. Schutzeinrichtungen. Acta Leop. **14** (1945). — Pfuhl, W.: Die vitale Darstellung der kleinen Lymphgefäße durch Trypanblau und die wissenschaftliche Auswertung dieser Methode. Anat. Anz. **89** (1939). — Pfuhl, W. u. Wiegand, W.: Die Lymphgefäße des großen Netzes beim Meerschweinchen und ihr Verhalten bei intraperitonealer Trypanblauinjektion. Klappenapparat und Mikrolymphherzen. Z. mikr.-anat. Forsch. **47** (1939). — v. Recklinghausen, W.: Die Lymphgefäße und ihre Beziehungen zum Bindegewebe. Berlin 1862. — Rieder, Beiträge zur Histologie und pathologischen Anatomie der Lymphgefäße und Venen. Zbl. allg. Pathol. **1** (1898). — Sappey, Ph. C.: Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques chez l'homme. Paris 1885. — Simer, P. H.: The distribution and drainage of omental lymphatics in the dog and cat. Anat. Rec. **60** (1934). — Webb, R. L.: Observations on the propulsions of lymph through the mesenteric lymphatic vessels of the living rat. Anat. Rec. **57** (1933). — Wolf, W.: Klinik des unzeitigen Blasensprungs. Stuttgart 1946.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.  
Direktor: Prof. Dr. K. Goerttler*

## Über die Formen und die Verteilungen elastisch-muskulöser Verbindungen in der Haut der Haustaube

Von  
**G. Petry**

Mit 12 Abbildungen im Text

*Herrn Professor Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstage*

Nachdem Benninghoff den Begriff des elastisch-muskulösen Systems aufgestellt hatte, führten besonders Nagel am Oesophagus, der Tunica dartos und der Papilla mammae, ferner v. Gehlen am Acinus der menschlichen Lunge, Petry an der Plica lata u. a. den Beweis, daß dieses System eine allgemeine Verwendung als konstruktives Prinzip findet.

In seiner Monographie „Die Bedeutung elastisch-muskulöser Systeme für die Ausbildung von Schutzeinrichtungen“ (1945), ging Arno Nagel in dem Abschnitt „Das elastisch-muskulöse System der Vogelhaut“ auf Untersuchungen ein, die auf seine Veranlassung von stud. rer. nat. E. J. Schmidt seinerzeit begonnen wurden. Durch das vorzeitige Ableben Nagels und Schmidts wurde die weitere Bearbeitung dieses reizvollen Untersuchungsobjektes unterbrochen. In der vorliegenden Arbeit sollen die vielfältigen Formen der in der Haut der Haustaube vorkommenden elastisch-muskulösen Systeme zusammengestellt und gleichzeitig auf ihre Beziehungen zu den einzelnen Körperregionen hingewiesen werden.

Da die Ausbildung und Verteilung dieser Verbindungen mit der jeder Vogelart eigenen Verteilung der Federn Hand in Hand gehen, erschien es uns im Hinblick auf eigene experimentelle Untersuchungen bei der Taube wünschenswert, für diese eine Zusammen-

menstellung solcher Verbindungen und deren Anordnungsweisen innerhalb und zwischen den Federfluren zu geben.

Bei den meisten Vögeln sind die Kontur- oder Deckfedern nicht gleichmäßig, sondern in ganz charakteristischen Felderungen angeordnet, die Nitzsch (1840) als die Federfluren oder Konturfederfluren bezeichnet hat. Zwischen diesen Fluren liegen Bezirke, die entweder keine Federn aufweisen oder zumindest nicht mit Konturfedern bedeckt sind. Diese Felder werden als Federraine bezeichnet. Die seinerzeit von Nitzsch geschaffene Nomenklatur der Fluren und Raine hat heute noch Gültigkeit. Wir unterscheiden:

- I. Fluren: Rückgratflur, Schulterfluren, Oberschenkel- oder Lendenfluren, Unterflur, Halsseitenfluren, Kopfflur, Flügelfluren, Unterschenkelfluren.
- II. Raine: Halsseitenrain, Rumpfseitenraine, Unterrain, Rückgratrain, obere Flügelraine, untere Flügelraine, Unterschenkelraine, Kopfraine.

Innerhalb der Federfluren sind die Konturfedern in regelmäßigen, schräg verlaufenden Linien angeordnet (siehe Abb. 1). Bei einigen Fluren, wie z. B. der Kopf-, der Hals- bzw. der Hals-Seitenflur werden die Zwischenräume zwischen den einzelnen Federbälgen sehr eng, bei anderen wiederum stehen die Federn in größeren Abständen voneinander. Die Grenze zwischen den Fluren und Rainen sind teils scharf begrenzt, teils etwas verwischt. Letzteres Verhalten hat seinen Grund darin, daß die Raine nicht immer nackt, sondern mit Dunen bzw. Halbdunen besetzt sind. Ein weiterer Grund ist der Umstand, daß an den Rändern der Fluren die Konturfedern weiter auseinanderrücken.

Die außergewöhnliche Kontraktionsfähigkeit der Vogelhaut hat ihre Ursache in der ganz besonders starken Ausbildung der Hautmuskeln, die im großen und ganzen nach 2 Funktionsprinzipien angeordnet sind. Die eine Gruppe von Muskeln, welche das eine Funktionsprinzip repräsentiert, ist zwischen einzelnen Federbälgen verspannt (Ellenberger, Helm, Nagel, Seuffert, Langléy). Dadurch, daß jede Feder durch solche glatten Muskelzüge mit allen benachbarten Federn verbunden ist, entsteht die die Vogelhaut charakterisierende, schon makroskopisch wahrnehmbare rautenförmige Zeichnung.

Die zweite Gruppe der in der Vogelhaut vorkommenden Muskeln besteht aus breiten Zügen quergestreifter Muskulatur, die entweder



unter den Federfluren verlaufen oder von der Seite bzw. von einem Ende an diese herantreten.

Während die Muskeln der erstgenannten Gruppe (Mm. pennarum) unmittelbar an den einzelnen Federn ansetzen, ist die zweite Gruppe (Mm. pteryliarum) in der Lage, die Federn einer

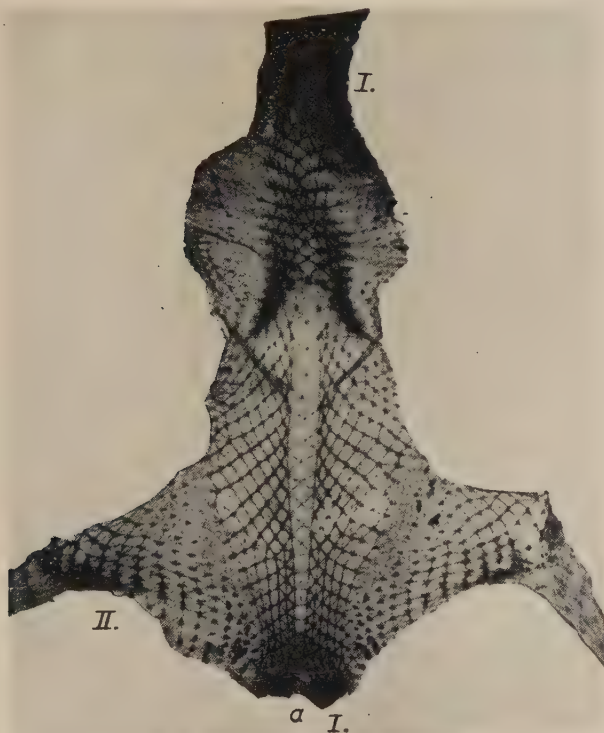


Abb. 1. Totalpräparat der dorsalen Körperregion. Die Flügel sind abgetrennt.

= Rückgratflur      II = Oberschenkelflur      a = Rückgratrain  
0,5 der Originalgröße

ganzen Flur zu beeinflussen. Wir befassen uns in dieser Mitteilung hauptsächlich mit dem Muskelnetz der Mm. pennarum. Dieses Netz wird allenthalben in charakteristischer Weise von elastischen Unterbrechungen durchsetzt bzw. gehen die Muskeln an ihrem Ende in elastische Sehnen über. Dabei werden von Ort zu Ort wechselnde Formen elastisch-muskulöser Systeme (Benninghoff) ausgebildet.

## I. Material und Methode

Von Tauben verschiedenen Alters wurden zur besseren Orientierung zunächst Totalpräparate der ventralen und dorsalen Körperoberfläche hergestellt und dann aus den jeweilig interessierenden Abschnitten kleinere Häutchenpräparate angefertigt.

Die Präparate wurden auf Korkplatten aufgespannt und bis zu 70% Alkohol hochgeführt. Um das oft in unmittelbarer Nachbarschaft der Federn befindliche Fett zu entfernen, wurden die Präparate, soweit es erforderlich war, im Alkohol in den Brutschrank bei ca. 50° gebracht. Präparatorisch stößt die Entfernung des Fettgewebes deswegen auf Schwierigkeiten, weil sich dieses auch zwischen den elastischen Sehnen bzw. zwischen die Schichten schiebt, die durch die Totalpräparation zur Darstellung gebracht werden sollten. Zur Färbung der elastischen Fasern hat sich die modifizierte Weigertsche Resorcin-Fuchsin-Lösung ganz besonders bewährt (Resorcin-Fuchsin 6 ccm auf 100 ccm 1%igen HCl-Alkohol. In der neuesten Auflage im Taschenbuch der histolog. Technik v. Romeis nicht mehr angegeben). Gerade bei dicken Totalpräparaten macht sich die Mitfärbung anderer Gewebestandteile durch die übliche Resorcin-Fuchsin-Färbung unangenehm bemerkbar. Bei der oben angegebenen Modifikation liegt mehr oder weniger ein progressiver Färbungsprozeß vor. Man braucht die Häutchenpräparate nach ca. 12—24 Stunden nur kurz in 70%igen Alkohol auszuwaschen und erhält dann eine fast ausschließliche Darstellung auch der feinsten elastischen Fasern. Als Gegenfarbe zur Sichtbarmachung der Muskulatur zeigte sich Chromotrop vorteilhafter als die früher benutzte wässrige Pikrinsäure. Chromotrop läßt sich besonders in Brunnenwasser sehr leicht und in 70%igen Alkohol verhältnismäßig gut auswaschen, so daß man bequem die gewünschten Differenzierungsgrade erreichen kann. Nach beendeter Färbung wurden die Präparate wieder auf Korkplatten gespannt, über Alkohol, Terpeneol bzw. Wintergrünöl entwässert, dann in Xylol von den Korkplatten genommen und in Balsam eingedeckt. Nur so konnten die z. T. die ganze ventrale oder dorsale Körperoberfläche umfassenden Totalpräparate (s. Abb. 1) in gut gestreckten Zustand gebracht werden. Diese Maßnahme erscheint mir insofern gerechtfertigt, als ich feststellen konnte, daß die elastische Faser nach Fixation mit Formalin und sogar noch nach längerem Verweilen in 90% Alkohol ( $\frac{1}{2}$  Jahr!) noch eine reversible Dehnungsfähigkeit über 100% behält. Sogar 40%iges Formalin hatte nur wenig Einfluß auf die Dehnbarkeit der elastischen Sehnen. Die Wirkung verschiedener Fixationsflüssigkeiten auf die Dehnbarkeit der elastischen Fasern wird z. Z. untersucht.

## II. Besprechung der Befunde

Die Durchmusterung der Totalpräparate zeigt uns zunächst, daß ausnahmslos jede Deck- oder Konturfeder von glatten Muskeln gespannt wird. Dabei werden die benachbarten Federn miteinander verbunden, wodurch je nach Anordnung der Federreihen Areale

verschiedener Formen, wie, z. B. Rechtecke, Rauten, Dreiecke usw. entstehen. Auffallend ist die fast spiegelbildliche Gleichheit dieser Felderungen der linken und rechten Körperoberfläche (vgl. Totalpräparat Abb. 1). Diese Links-Rechts-Symmetrie ist zu beiden Seiten der Medianlinie im Rückenbereich ganz besonders ausgeprägt. Aber auch entferntere Hautbezirke, wie z. B. korrespondierende Bezirke im linken und rechten Flügel, sind sich in dieser Beziehung auffallend ähnlich. Für die benachbarten Partien beiderseits der Medianlinie gilt diese Symmetrie sogar bis in mikroskopische Dimensionen. Besonders eindrucksvoll ist dies im caudalen Abschnitt der Rückgratflur (siehe Abb. 1) der Fall. Für Experimente im Bereich der Haut hat diese Links-Rechts-Gleichheit eine besondere Bedeutung deswegen, weil wir auf eine sehr bequeme Art an ein- und demselben Versuchstier die idealste Möglichkeit des Vergleichs zwischen einem unbehandelten und behandelten Hautbezirk bekommen.

Wir können die in der Vogelhaut vorkommenden elastisch-muskulösen Systeme im Bereich *Mm. pennarum* hinsichtlich ihrer topographischen Besonderheiten in 2 große Gruppen einteilen. Die 1. Gruppe stellt die elastisch-muskulösen Systeme dar, die wir innerhalb der Federfluren antreffen. Sie haben Beziehungen zu den Federn und sind mit ihrer Ausbildung und Anordnung direkt von diesen abhängig. Zur 2. Gruppe gehören die elastisch-muskulösen Systeme, die zwischen den Fluren, also in den nackten oder federarmen Rainen gefunden werden. Die Unterscheidung obengenannter Gruppen ist verhältnismäßig leicht durch die jeweils für die einzelnen Gruppen charakteristischen elastisch-muskulösen Systeme möglich. Wir greifen dabei nur die typischen Strukturen in den Fluren und Rainen heraus, ohne auf die zahlreichen, von Fall zu Fall sich ändernden Variationen eingehen zu können.

#### *1. Die innerhalb der Federfluren anzutreffenden elastisch-muskulösen Systeme*

Die zwischen den Federn gespannten Muskeln, die in ihrer Stärke variieren können, setzen mit elastischen Sehnen an den Federbälgen an. Dabei gehen die einzelnen elastischen Fasern dieser Sehnen in ein feines, die Federbälge umspinnendes elastisches Netz über. Diese Verankerung geht aus fast allen vorliegenden Präparaten hervor und scheint ein allgemeingültiges Gesetz zu sein.

Die Analyse des Überganges der glatten Muskulatur in die elastische Sehne ist hier ebenso schwierig wie an den Muskelsehnenübergängen der quergestreiften Muskulatur. Mit den uns zur Verfügung stehenden optischen Mitteln ist die Frage nach dem Ursprung der elastischen Sehne wahrscheinlich nicht zu lösen. Vermutlich wird die Lösung dieser Frage mehr auf dem Gebiet der makromolekularen Strukturen zu suchen sein. Auffallend für uns war zunächst einmal, daß feinste Silberfasern die Bindeglieder zwischen glatter Muskulatur und elastischen Fasern darstellen. Die nach Gomory behandelten elastisch-muskulösen Übergänge lassen solche Fasern erkennen, die von den glatten Muskelzellen sich spiralig um die elastischen Faserbündel winden. Die elastischen Fäserchen andererseits schieben sich zwischen die Muskelzellen und werden immer feiner und gehen, soweit ich es im Phasenkontrastmikroskop sehen konnte, in feinste, nicht mehr mit Resorcin-Fuchsin anfärbbare Elemente über, die sich zwischen den einzelnen Zellen ausbreiten.

Der Ursprung der elastischen Sehne liegt sicher zwischen den Muskelzellen. Ein direkter Ursprung aus dem Plasma der Muskelzellen ist schwer vorstellbar. Das verbindende Glied in der funktionellen Einheit glatter Muskulatur und elastischer Sehne ist die Gitterfaser. Zwischen letzterer und der Muskelzelle selbst existieren wahrscheinlich noch feinere, für uns noch nicht sichtbare Glieder. Die letzten Glieder sind voraussichtlich in den bindungsfähigen Seitenketten der makromolekularen Strukturen zu suchen. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften der erwähnten Strukturen werden somit auch maßgeblich von der Art und Weise abhängig, wie diese letzten Glieder miteinander verbunden sind.

Hinsichtlich der Zahl der an den Bälgen ansetzenden Muskeln herrscht in der Literatur anscheinend keine Übereinstimmung. Ellenberger und Helm finden 4, ausnahmsweise 5 und selten einmal 6 solcher Muskeln. Ich habe bei meinen Totalpräparaten in den meisten Fällen 6, öfter jedoch mehr Muskeln, und zwar bis zu 14 feststellen können. Langley wies schon darauf hin, daß die Zahl der Muskeln höher ist. Aus der Art und Weise, wie diese an den Federbälgen ansetzen, erkennt man auch ohne Schwierigkeit, daß dies der Fall sein muß. In der Regel werden an den Konturfedern zwei Ansatzpunkte unterschieden, einer im unteren und einer im oberen Drittel der Spule. Der Verlauf der Muskeln und ihre Verteilung am oberen und unteren Ende, sowie die Kombinationsmöglichkeiten der gegenseitigen Verbindungen benachbarter Federn, wurde von Langley eingehend beschrieben. Zu den Langley'schen Befunden kommt allerdings die bisher weniger beachtete



Besonderheit hinzu, daß sich die einzelnen Muskelbündel teilen, wobei der eine Teil an der oberen und der andere an der unteren Seite der gleichen Spule inserieren können. Außerdem besteht immer die Möglichkeit, daß die von einem Punkt einer benach-



Abb. 2. Federareale aus der Mitte der Oberschenkelflur. Beachte die Ansatzpunkte der Muskeln an den beiden Enden jeder Spule. Meist mehr als 6 solcher Muskeln. Schräg durch die Muskelraute verlaufende feinere Muskelchen, die elastisch unterbrochen werden. 10fach

barten Spule kommenden Muskeln sich teilen und das eine Teilstück zum cranialen, das andere jedoch zum caudalen Teil der Spule zieht (Abb. 2). Schräg und längs zur Federachse abgehende Muskeln verhalten sich hierbei gleich. Derartige Muskelanordnungen sind bei allen Federfluren anzutreffen. Bei vereinzelt stehenden Federn ändert sich das Verankerungssystem (siehe später).

Innerhalb des die Federn verspannenden Muskelnetzes bietet sich, bedingt durch die elastischen Unterbrechungen und elastischen Insertionen ein überaus wechselvolles Bild elastisch-muskulöser Systeme. Die typische Anordnung dieser Systeme im Bereich der Rückgratflur, Lendenflur und Unterflur gibt Abb. 2. Hier sind die Deckfedern verhältnismäßig weitgestellt. Neben den schon besprochenen Verzweigungen der von Feder zu Feder ziehenden Muskeln finden wir hier auffällige Diagonalmuskeln, die (Abb. 2 oben links) genau in der Mitte elastische Unterbrechungen erfahren. Meistens existiert nur ein solcher diagonal verlaufender Muskel. Hin und wieder sind jedoch zarte Muskelbündelchen anzutreffen, die senkrecht auf die Mitte der Diagonalmuskeln zu laufen (Abb. 2 oben rechtes Feld). Die Verbindung erfolgt dabei durch elastisches Sehnenmaterial.

Im Bereich der Schulturflur und am oberen Rand der Flügelflur, wo die Federn sehr dicht stehen, ohne daß dabei die Federn schwächere Spulen aufweisen als an den übrigen Stellen, zeigt sich die zweite charakteristische Anordnungsweise. Hier ändert sich nämlich das Bild insofern, als durch die außerordentliche Dichte der Federn die an und für sich kräftig entwickelte Muskulatur nahezu den ganzen Raum der Areale einnimmt. Elastisches Material wird in den meisten Fällen nur an den Insertionen gefunden. Die elastischen Sehnen sind kürzer als bei der erstgenannten Gruppe. Die Ausbildung der Sehnen folgt der anscheinend allgemein gültigen Regel, nach der in kompakten glatten Muskelbündeln wenig elastisches Material zu finden ist. Je lockerer das Muskelnetz wird, um so mehr treten die elastischen Sehnen und die elastischen Zwischensehnen in den Vordergrund. Im caudalen Bereich der Flügelflur rücken die Federn wieder auseinander und damit erscheinen auch wieder in stärkerem Maße elastische Zwischen- und Endsehnen (Abb. 3). Es werden hier zwar auch die Federspulen allseitig von Muskeln verspannt, aber die einzelnen glatten Muskelbündel sind verschieden stark. An jeder Spule setzen zwei kräftige, von der Seite kommende Muskelbündel an und zwar so, daß der am oberen Spulenende inserierende Muskel immer von der einen, der am unteren Spulenende inserierende von der gegenüberliegenden Seite her kommt (siehe Abb. 3 und Schema Abb. 4). Die die Spulen in ihrer Längsachse verbindenden Muskeln sind wesentlich schwächer. Bringen wir die Federstellung und die Anordnung der Muskulatur zur Stellung des ganzen Flügels in Beziehung, dann wird die funk-

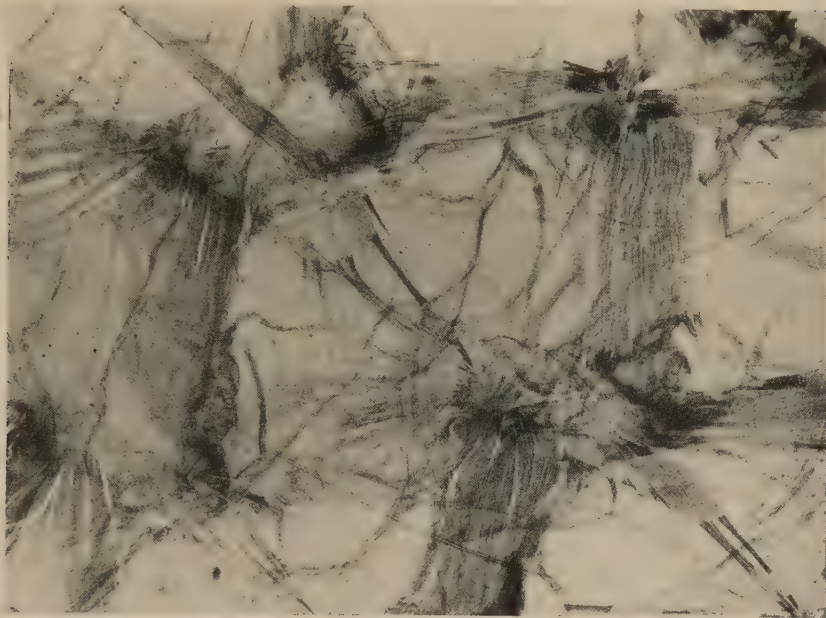
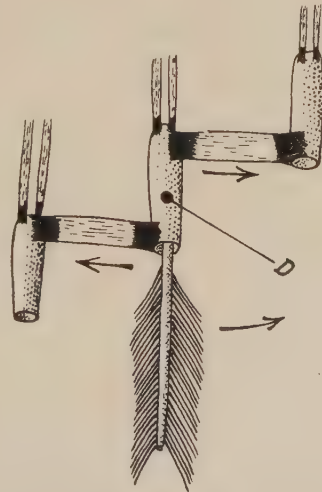


Abb. 3. Areale aus dem unteren Rande der Flügelwurzel. Diagonale Muskelverbindungen mit elastischen Zwischensehnen. Kleine Muskelzipfel, die mit elastischen Sehnen die Verankerung im darunterliegenden Gewebe übernehmen. An jeder Spule zwei Knotenpunkte einstrahlender Muskeln. In der Abbildung insgesamt 4 Spulen sichtbar. 14fach

Abb. 4. Schema. Passive Verstellung der Feder in Richtung des gebogenen Pfeiles und Drehung im Spulenteil um den Punkt D ruft eine Spannungserhöhung in den am oberen und unteren Ende der Spule ansetzenden Muskeln hervor. Gegenseitige Wirkung dieser Muskeln durch gerade Pfeile angedeutet



tionelle Bedeutung dieses Muskelsystems eindeutig demonstriert. Sowohl bei der Bewegung der Flügel; als auch bei gestrecktem Flügel im Gleitflug werden die Deckfedern einer nach außen dre-

henden Kraft ausgesetzt. Die an der Spule unterhalb und oberhalb des Drehpunktes inserierenden großen Muskeln wirken gerade entgegengesetzt dieser Drehkraft, so daß durch die Spannung der glatten Muskeln die Federn immer in der gleichen Stellung gehalten werden können (siehe Schema Abb. 4). Die Verspannung aller Federn in einem Hautbezirk ist gleich und erfolgt durch elastisch-muskulöse Systeme. Alle sich innerhalb physiologischer Grenzen bewegenden Kräfte werden durch diese Systeme abgefangen. Die Anpassung an mechanische Änderungen erfolgt gleitend und nie unvermittelt. Da sich innerhalb dieses Systems die Spannung wesentlich erhöhen kann, ohne daß die topographische Situation sich zu ändern braucht, ist es also durchaus verständlich, daß die Federn ihre Stellungen weitgehend beibehalten.

Die diagonal in dem Areal der Abb. 3 liegenden Muskeln werden auf ihrer Strecke mehrfach durch elastische Sehnen unterbrochen. Auch für diese Muskeln läßt sich die funktionelle Bedeutung leicht demonstrieren. Sie ziehen nämlich vom unteren Spulenende der einen Feder zum oberen Spulenende der cranial und etwas schräg dahinter sitzenden Feder. Ihre Insertionen befinden sich also jeweils an demjenigen Hebelarm der beweglich in der Haut steckenden Spule, über den die Kraft ein Anlegen der Feder erreicht. Für die zum Flug erforderliche glatte Körperoberfläche ist dies von ausschlaggebender Bedeutung. Während die aktive Stellungsänderung einzelner Federn sicher unphysiologisch ist und praktisch bei den gewöhnlichen Deckfedern auch nie vorkommt, ist die Stellungsänderung ganzer Federngruppen als Anpassung an die Temperatur oder als Zeichen einer Erregung in irgendeiner Form immer zu beobachten. Beim Fliegen jedoch ist aus aerodynamischen Gründen die glatte Körperoberfläche notwendig. Die funktionelle Bedeutung der Federmuskeln ist in der Hauptsache wohl darin zu suchen, daß die Federn bei jeder Einwirkung von außen die Stellung beibehalten, die zur Aufrechterhaltung der günstigsten Oberflächenbeschaffenheit beim Flug notwendig ist. Das mag auch der Grund sein, weswegen man beim Vergleich der verschiedenen Hautregionen oft ganz unterschiedliche Beziehungen zwischen den Federspulen und den glatten Muskeln findet. Die Verankerung der Spulen richtet sich nämlich nach den ortsständigen Spannungen und erfolgt so, daß die Muskeln eine Verlegung der einzelnen Feder verhindert. Liegt die Zugspannung der Haut in Richtung der Spule, dann wird diese vorwiegend in der Längsrichtung von glatten



Muskeln verspannt. Spulen, deren Federn in der Querrichtung ihrer Achse Zugspannungen erfahren, werden mit Muskeln verspannt, die vorwiegend an ihrer Breitseite inserieren. Schließlich werden bei denjenigen Federn, deren Hautbezirke die verschiedenst gerichteten Spannungen erfahren, die Spulen allseitig von Muskeln fixiert (Abb. 5).

Neben den oben erwähnten diagonal verlaufenden Muskeln gibt es noch kleinere, die durch elastische Sehnen die Verbindung mit

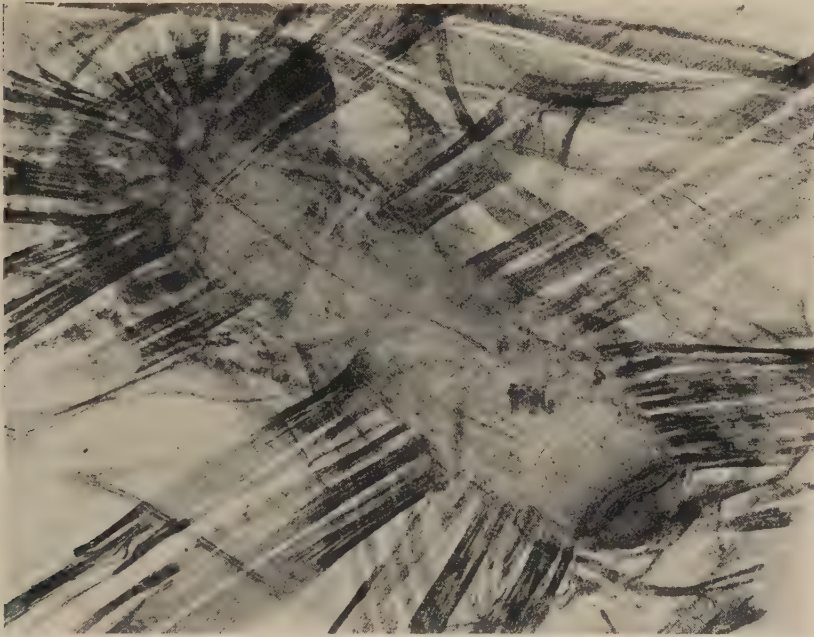


Abb. 5. Große Spule einer Achselfeder. Die Insertionen der Muskeln verteilen sich gleichmäßig um die ganze Spule. Totalpräparat, Resorcin-Fuchsin. 30fach

dem umgebenden Bindegewebslager aufnehmen. Vielfach stehen diese so dicht, daß das untere Spulenende durch einen Kranz radiär gestellter Muskeln umgeben wird. Auf solche kleinen Spannungsmuskeln treffen wir besonders im Flügelbereich häufig (Abb. 6).

Die Bewegung der Hautbezirke scheint die Ausbildung der elastisch-muskulösen Bezirke besonders zu begünstigen. Wir kommen damit zur dritten großen Gruppe von glatten Muskeln, die auffallend viele interessante Formen elastischer Sehnen und Zwischensehnen enthält. Wir finden sie am lateralen Bezirk der Unterflur, an der Grenze von Brust- und Achselregion, sowie in den

lateralen Rändern der Schulter- und lateralen Rückgratflur im Bereich der Schultergegend. Diese Hautregionen werden beim Auf- und Abschlag des Flügels extrem beansprucht. Die sehr starken elastischen Netze unter der eigentlichen Muskelschicht der *Mm. pennarum* weisen schon auf die extreme mechanische Beanspruchung hin. Letztere macht sich auch in der Ausbildung der hier vorkommenden elastisch-muskulösen Systeme bemerkbar. Die

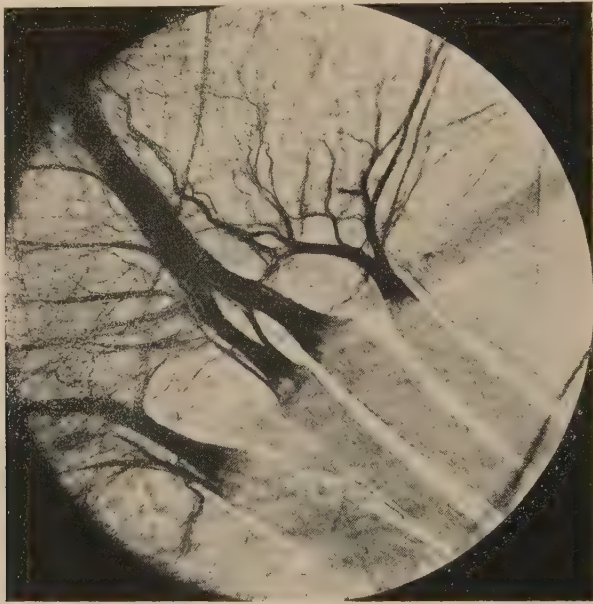


Abb. 6. Kleine Spannmuskeln im äußeren Bereich der Flügelflur. Die beiden außen liegenden gewinnen Anschluß an das darüberliegende elast. Netz. Vereinigung der Sehnen der beiden mittleren Muskeln. Diese starke mittlere Sehne zieht zu einem entsprechenden Spannmuskel der Nachbarfeder. Totalpräparat, Resorein-Fuchsin. 60fach

Federn stehen in den erwähnten Bezirken etwas weiter. Während wir bei den bisher besprochenen Federarealen immer nur in den geraden Verbindungen der Federn Muskeln antrafen — wenn wir von den kleinen Spannmuskeln absehen —, sieht hier (Abb. 7) das Bild vollkommen anders aus. Zunächst fallen bei makroskopischer Betrachtung des Totalpräparates dicke, weitgestellte Spulen auf, von denen nach allen Seiten schlanke Muskeln ausstrahlen, die gleichmäßig in bestimmten Abständen von der Spule in elastische Sehnen übergehen. Um jede Feder wird dadurch ein Areal radiär gestellter Muskeln ausgebildet. Die Verspannung der Federn ist

an diesen Stellen eine so typische, daß an ihr mühelos die Körperregion erkannt werden kann. Die Formen der elastischen Zwischensehnen sind ebenso reich an Variationen. Es werden hier nicht nur die nächstliegenden, sondern auch die weiter entfernten Federn miteinander verbunden. So kommt es, daß sich Züge starker, parallel verlaufender Sehnen durchflechten (Abb. 7 und 8), wobei Fasern ausgetauscht werden. Vielfach trifft man in diesen



Abb. 7. Federareale am lateralen Rand der Rückgratflur im Bereich der Achselgegend. Regelmäßig gestellte, radiär von den Spulen abgehende Muskeln, die in gleichen Abständen in elastische Sehnen übergehen.  $7\frac{1}{2}$ -fach. Totalpräparat, Resorcin-Fuchsin

elastischen Sehnenzügen in gleicher Höhe nochmals auf kurze Zwischenmuskeln (Abb. 8). Bei der Bearbeitung lebensfrischen Materials kontrahieren sich die glatten Muskelbündel durch die Einwirkung der Fixationsmittel. Nagel wies schon darauf hin. Wir haben Verkürzungen bis über 60 % der Ausgangslänge messen können. Diese Verkürzungen der glatten Muskulatur zusammen mit dem eingangs erwähnten Verhalten der elastischen Fasern bei der Fixation haben sicher einen Einfluß auf die Struktur solcher Objekte, die aus derartigem Material bestehen. Für die Auswertung struktur-analytischer Untersuchungsbefunde hinsichtlich des funktionellen Baues derartiger Organe scheint uns dieses Verhalten von



einer gewissen Bedeutung zu sein. Die Erhaltung der in vivo bestehenden Gewebskonstruktionen (z. B. Winkelstellung der Muskulatur) ist durch die übliche Fixationstechnik nicht immer garantiert. Ebenso ist die Entscheidung der Frage des welligen oder gestreckten Verlaufes einer elastischen Faser aus dem Fixationsbild sicher nicht immer zu treffen.



Abb. 8. Parallel liegende Zwischenmuskeln in starkem Kontraktionszustand. Gleiches Gebiet wie Abb. 20. 25fach

Anhaltspunkte über die oben erwähnten Verkürzungen der Muskeln können durch Vergleich der von den Spulen abgehenden Muskeln zweier benachbarter Federn erhalten werden, und zwar deswegen, weil diese durch elastische Zwischensehnen verbundenen Muskeln besonders in dem Gebiet, das in Abb. 7 und 8 dargestellt ist, einander an Dicke und Länge vollkommen gleichen.



## 2. Die innerhalb der Raine anzutreffenden elastisch-muskulösen Systeme

In den Federrainen lassen sich ebenfalls bestimmte Typen elastisch-muskulöser Systeme herausstellen. Hier sind es nicht die Federn direkt, die die Leitpunkte für den Verlauf der Muskeln innerhalb der Raine geben. Deckfedern sind hier nicht anzutreffen. Deswegen fällt auch die charakteristische Felderung, wie sie bei den Federfluren beschrieben wurde, aus. Die glatte Muskulatur verbindet in den meisten Fällen die den Rain begrenzenden Ränder der entsprechenden Federfluren. Dabei entspringen erstere von den dort sitzenden Konturfedern und ziehen in Bündeln oder Büscheln, oder auch einmal einzeln, zur gegenüberliegenden Konturfeder der benachbarten Flur. Je nach der Breite des Federraines und je nach den dort herrschenden Spannungsverhältnissen und mechanischen Einwirkungen, und schließlich je nach der Dichte der Muskulatur entstehen besondere Formen elastisch-muskulöser Systeme.

An einzelnen Stellen der Körperoberfläche der Taube finden wir auch in den Rainen regelmäßig ganz charakteristische Formen, die nur an eng begrenzten Stellen vorkommen. Eine solche typische Stelle ist der Rückgratrain (Abb. 1 a), der oben weit ist und sich nach caudal zu verjüngt. Genau in der Medianlinie sitzen in regelmäßigen Abständen 11—12 kleine Federn. Im unteren engen Drittel fehlen diese Federn regelmäßig, im oberen Bereich, wo der Rain etwas weiter wird, werden die in der Medianlinie steckenden Federn (es sind hier ca. 2—3) von einem Kranz radiär gestellter kleiner Muskelchen fixiert (siehe Abb. 9 a). Letztere laufen nach einer verhältnismäßig kurzen Strecke in elastische Sehnenzipfelchen aus. Einzelne von diesen Sehnen gewinnen Anschluß an solche elastischen Sehnen, die ihnen von den benachbarten Federn der linken und rechten Rückgratflur entgegenkommen.

Weiter caudal, wo die mittelständigen Federn (es handelt sich hierbei nicht um Deckfedern) den benachbarten Flurrändern näherücken, finden wir die zweite Anordnungsweise (siehe Abb. 9 b). Von den vier benachbarten Federn ziehen je zwei Muskeln zum oberen und zum unteren Ende der Spule. Während ihres Verlaufes werden diese kleinen Muskeln mehrfach elastisch unterbrochen (Inscriptiones elasticae, Nagel).

In der unteren Etage des Rückgratraines treffen wir schließlich auf die dritte Gruppe typischer elastisch-muskulöser Verbindungen.

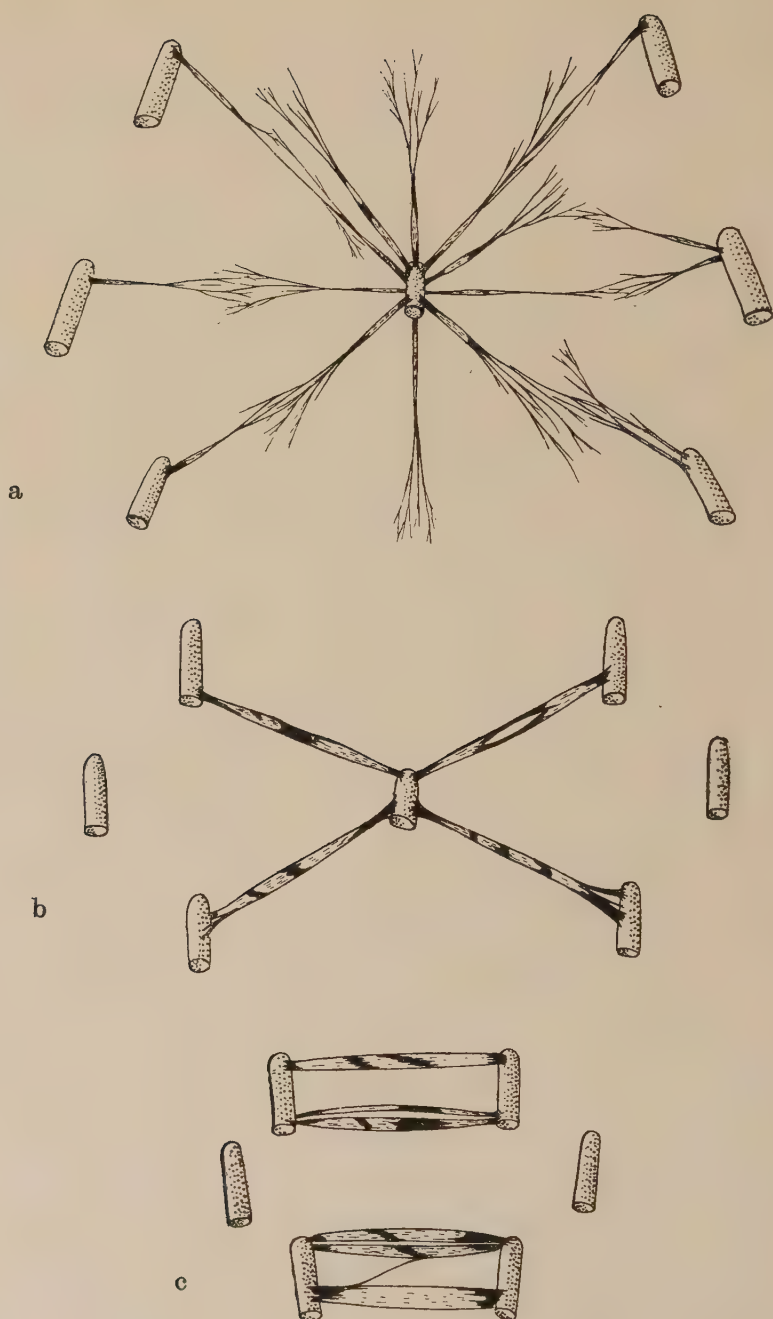


Abb. 9. a, b, c. Schematische Darstellung der typischen elastisch-muskulösen Systeme im Rückgrat-rain. a) = oberes Drittel, b) = mittleres Drittel, c) = unteres Drittel des Rains. Näheres s. Text.

Der Rain enthält hier keine Federn mehr. Die hier vorkommenden glatten Muskeln verbinden die korrespondierenden Federn der sich gegenüberstehenden Rückgratfluren. Auch sie sind wieder mehrfach elastisch unterbrochen (Abb. 9 c). Gerade diese elastischen



Abb. 10. Rumpfsseitenrain. Im Bild oben: lateraler Rand der Rückgratflur. Beachte die von den Spulen (Bild oben) abgehenden Büschel glatter Muskulatur und deren elastische Unterbrechungen. 12fach. Totalpräparat, Resorcin-Fuchsin

Unterbrechungen sind für die Raine charakteristisch. Letztere sind ja die Hautbezirke, die ganz besonders passiven Spannungen ausgesetzt sind. Je nach ihrer Breite finden sich dann auch mehr oder weniger lange solcher unterbrochener Muskelzüge. An den Rändern der Federfluren entspringen von den jeweiligen Federarealen mächtige Büschel feiner parallel gerichteter Muskelchen (Abb. 10). Sie durchziehen den ganzen Rain und inserieren zum Teil an den



Abb. 11a, b, u. c: Verschiedene Formen elastisch-muskulöser Ketten:

- a) gleichmäßig elastisch-muskulöse Kette. Flügelrain. 16fach.
- b) Elastisch-muskulöse Kette mit teilweiser Doppelung der Muskeln und Sehnen. Flügel, 15fach,
- c) elastisch-muskulöse Kette mit Verankerung im darunterliegenden elastischen Netz durch kleine Muskeln und Sehnen an allen Kettenteilen. Oberer Flügelrand. 26fach. Totalpräparat, Resorcin-Fuchsin

nächsten Konturfedern der gegenüberliegenden Flur. Andere Muskelzüge gehen an diesen Federn vorbei und inserieren an entfernter gelegenen. Wir können diese Muskeln im Totalpräparat ohne weiteres makroskopisch erkennen. Auf ihrer ganzen Länge erfahren sie an zahlreichen Stellen elastische Unterbrechungen (Abb. 10 u. 11). Da bei einzelnen Muskelzügen dies sehr häufig in der gleichen Höhe erfolgt, entstehen zuweilen mehr oder weniger breite elastische Bänder senkrecht zur Verlaufsrichtung dieser Muskelzüge. Das wird um so auffälliger, je länger und breiter diese Muskeln werden. Extreme Formen solcher Bänder finden



sich im Bereich der axillaren Flughaut und ihrem Übergang zum Rumpf-Seitenrain. Die zuerst erwähnten Büschel trifft man an allen Flur-Raingrenzen, besonders schön an der Grenze von Rückgratflur und Oberschenkel- bzw. Lendenflur. Sehr lange solcher Gebilde sind auch am Rand der Schulterflur feststellbar.

Im Bereich des die Unterflur (ventral) teilenden Unterraines erreichen die Muskelzüge allerdings die gegenüberliegende Seite nicht, sondern gehen vor der Erreichung der Medianlinie in elastische Sehnen über, die sich im allgemeinen elastischen Netz der Subcutis verlieren.

Als letzte typische Konstruktionen in federarmen bzw. nackten Hautregionen sollen lange Muskelketten Erwähnung finden, die besonders deutlich in der ventralen Flügelregion auftreten. Die Federn stehen hier außerordentlich weit und werden durch lange, mehrfach elastisch unterbrochene Muskeln miteinander verbunden, die in makroskopischen Größenordnungen auftreten. Zum Teil werden sie bis zu 1 cm lang. Die elastischen Zwischensehnen und die zwischen ihnen liegenden Muskeln bleiben annähernd gleich lang (Abb. 11 a, b, c). Es besteht anscheinend ein konstantes Verhältnis zwischen der Länge der Muskeln und der dazwischen geschalteten elastischen Sehnen. Vereinzelt treffen wir entlang den elastisch-muskulösen Ketten auf Blutgefäße, in deren Adventitia Sehnen aus diesen Ketten einstrahlen. Auch die kleinen Spannungsmuskeln, die Nagel am Oesophagus und der Tunica dartos beschrieben hat, sind hier anzutreffen und lassen eine Zuordnung zu den Blutgefäßen erkennen. Regelmäßige Befunde sind dies jedoch nicht.

### 3. Verbindungen von glatter mit quergestreifter Muskulatur

Eine vollkommen anders geartete elastisch-muskulöse Verbindung soll noch Erwähnung finden. Es handelt sich um regelmäßig wiederkehrende Verbindungen von quergestreifter Hautmuskulatur mit den glatten Federmuskeln vermittelt elastischer Sehnen. Wir treffen diese Verbindungen bei der Taube z. B. am lateralen Rand der kommaförmig gestalteten Rückgratflur (siehe Abb. 1, cranial)<sup>1</sup>. Von der Halsgegend kommende quergestreifte Hautmuskeln endigen hier und splintern sich auf. Um diese quer-

<sup>1</sup>) Bei kleinen Singvögeln sind diese Verbindungen am lateralen Rand der Rückgratfluren noch häufiger anzutreffen.

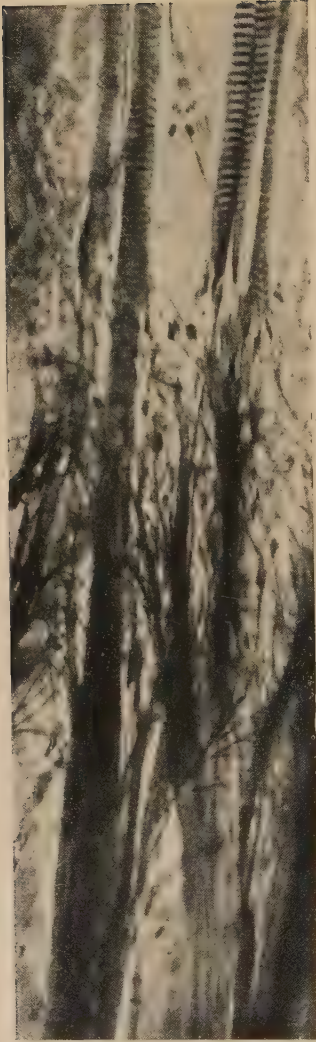


Abb. 12. Quergestreifte Muskulatur wird durch elastische Sehnen mit der glatten Muskulatur (im Bild unten) verbunden. Phasenkontrast. Totalpräparat, Resorcin-Fuchsin.  
Ca. 650fach

gestreiften Muskelfäserchen legen sich feine elastische Netze, in die die elastischen Sehnen der den quergestreiften Muskeln gegenüberstehenden glatten Muskelbündel einstrahlen (Abb. 12). Es ist übrigens gar kein seltener Befund, daß quergestreifte Muskeln in solche elastischen Sehnen übergehen. Selbstverständlich handelt es sich stets um kleine Muskeleinheiten. Die vielfach noch anzutreffende Meinung, daß zur quergestreiften Muskulatur immer die kollagene Sehne und zur glatten Muskulatur immer die elastische Sehne gehören, kann in der ursprünglich aufgestellten Fassung sicher nicht aufrecht erhalten werden. In der menschlichen Prostata und im Oesophagus habe ich schon verschiedentlich solche von der quergestreiften Muskulatur entspringende elastische Sehnen beobachten können, ganz abgesehen von der mimeschen Muskulatur, wo dies regelmäßig der Fall und schon lange bekannt ist. Darüber hinaus geht aus obigen Befunden hervor, daß eine direkte Verbindung von glatter Muskulatur mit quergestreifter Muskulatur über die elastische Sehne möglich ist.

Die funktionelle Bedeutung der elastischen Verankerung quergestreifter Muskulatur wird durch die Befunde Goerttlers (1935, 1938) eindeutig demonstriert. Goerttler konnte nach Drehung einer Muskelscheibe im Psoas eines Kaninchens (um  $180^\circ$ )

an quergestreiften Muskelfasern elastische Sehnen erhalten. Bei denjenigen Versuchen, bei denen sich aus besonderen Gründen eine bindegewebige Kapsel um die gedrehten Muskelstücke ausbildete, war dies eindeutig der Fall. Die beim Eingriff zerschnitt-

tenen Muskelfasern inserierten außen und innen an der Kapsel. An allen quergestreiften Muskelfasern, die an der Kapsel ansetzten, fand Goerttler elastische Sehnen, die in einem elastischen Netz verankert wurden. Letzteres stand dann mit der eigentlichen Kapsel in Verbindung. Goerttlers Deutung ist folgende: „Durch die elastischen Sehnen der an der Kapsel ansetzenden Muskeln wird ebenfalls eine gegenseitige funktionswidrige Beeinflussung der quer zu einander angeordneten Muskulatur verhindert.“

Übertragen wir diese Überlegung Goerttlers auf unsere Befunde an der Vogelhaut, dann kann die Ausbildung elastischer Sehnen zweier sich gegenüberstehender Muskelemente, die sich sowohl morphologisch als auch physiologisch wesentlich unterscheiden, nur als eine Schutzeinrichtung verstanden werden. Die elastischen Sehnen beider Muskeln stehen über verschieden lange elastischen Zwischenstücken in Verbindung. Wir gehen auf diese Befunde hier nicht näher ein und wollen nur feststellen, daß diese elastische Zwischenzone „eine gegenseitige funktionswidrige Beeinflussung“ (Goerttler) der beiden Muskelemente ausschließt.

Diese Beobachtungen führen uns auch zu der Frage nach der Entstehung der elastischen Sehnen. Hierauf ausführlich einzugehen würde das Ziel der vorliegenden Arbeit überschreiten. In diesem Zusammenhang sei nur darauf hingewiesen, daß wir elastische Sehnen nur dort antrafen, wo die Insertionen und der Ursprungsort der Muskulatur selbst beweglich waren bzw. bewegt wurden, sowie es auch bei Goerttlers Versuchen der Fall war. Wir können auf Grund unserer Beobachtungen an den verschiedensten Entwicklungsstadien der Vogelhaut auch sagen, daß die Entstehung der elastischen Sehnen vorwiegend an rein mechanische Komponenten gebunden ist. Sie bilden sich nämlich erst dann aus, nachdem wirklich eine Bewegung, passiver oder aktiver Art, vorgelegen hat, d. h. erst dann, wenn durch die Entwicklung der Deckfedern eine solche Bewegung möglich geworden ist. Letztere entwickeln sich ja erst im Laufe der ersten Woche nach dem Schlüpfungstermin. Während die Muskeln schon vor dem Schlüpfen deutlich sichtbar sind, finden wir elastisches Fasermaterial fast überhaupt nicht, geschweige denn elastische Sehnen, die aus diesen glatten Muskeln entspringen.

Vergleichen wir schließlich nochmals die verschiedenen Typen elastisch-muskulöser Verbindungen in der Vogelhaut und berück-

sichtigen dabei die in den entsprechenden Hautbezirken sich abspielenden Bewegungen, so kommen wir zu folgender Feststellung:

Je stärker die Spannungsunterschiede und die Exkursionen der beweglichen Hautteile werden, desto kräftiger und länger werden auch die elastischen Sehnen bzw. die elastischen Unterbrechungen. Dies wird besonders deutlich bei den in Abb. 7 und 8 abgebildeten elastisch-muskulösen Systemen. Die entsprechenden Hautbezirke stehen hier unter dem Einfluß verschiedenster Spannungen, die sich aus der Flügeltätigkeit ergeben. Die Bewegung der Haut überträgt sich auf die hier lockerer stehenden Achselfedern. Ihre nach allen Richtungen erfolgende Bewegung drückt sich auch in der Anordnung und Ausbildung der von ihr ausgehenden elastisch-muskulösen Systeme aus.

### Ergebnisse der Untersuchungen

Das aus glatten Muskeln bestehende Netz der *Mm. pennarum* in der Haut der Haustaube wurde hinsichtlich der Form und der Verteilung elastisch-muskulöser Systeme untersucht, wobei die in einzelnen Regionen der Vogelhaut typischen, immer wieder vorkommenden Verbindungen besonders herausgestellt wurden. Das Ziel war, eine Ausgangsbasis für experimentelle Untersuchungen zu gewinnen. Während die früher an menschlichen Organen beschriebenen elastisch-muskulösen Systeme nur an schwierig herzustellenden Häutchenpräparaten oder systemgerechten Schnitten im Bereich des Mikro-Makroräumes studiert werden konnten, bietet die Vogelhaut die Möglichkeit, die Strukturen dieses Systems bis in makroskopische Dimensionen zu verfolgen. Es ist das Verdienst Arno Nagels, auf diese Möglichkeit aufmerksam gemacht zu haben.

Die Befunde lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Das geschlossene glatte Muskelnetz der *Mm. pennarum* ist im Bereich der Federfluren den Deckfedern zugeordnet und bildet dort charakteristische Felder, deren Form und Größe wechseln können und von der Federdichte und der Größe der Federspulen abhängig sind.

2. Die Insertion der glatten Muskeln an den Federspulen erfolgt durch elastische Sehnen. Durch elastische Zwischensehnen (*Inscriptiones elasticae*) werden diese glatten Muskeln vielfach unterbrochen. Kleine Spannmuskeln stellen durch elastische Sehnen die Verbindung mit einem tiefer gelegenen elastischen Netz her.



3. Die Ausbildung elastisch-muskulöser Systeme ist abhängig von den Hautspannungen und den Bewegungen der Haut. Die funktionelle Bedeutung der *Mm. pennarum* liegt in der Sicherung der gegenseitigen Federachsenstellung, wodurch für den jeweiligen Hautbezirk eine einheitliche Stellung der Federn garantiert wird, von der ja die für den Flug erforderliche glatte Körperoberfläche abhängt. Die Verspannungen der Federn erfolgen nach bestimmten Gesetzen.

4. Innerhalb der Federraine verlaufen Büschel bzw. parallele Züge glatter Muskeln, die die benachbarten Federflurränder miteinander verbinden. Es treten auch in den Federrainen bestimmte Typen elastisch-muskulöser Systeme hervor. Längere Muskelzüge werden öfter durch elastische Zwischensehnen unterbrochen. Breite elastische Bänder innerhalb dieser Muskelzüge entstehen dadurch, daß innerhalb der einzelnen Muskeln die *Inscriptiones elasticae* auf gleicher Höhe auftreten. Dort, wo die Muskelbänder weiter auseinandergestellt sind, werden eigenartige Muskel-Sehnenketten beobachtet, die makroskopisch sichtbar werden.

5. An bestimmten Stellen der Vogelhaut treten quergestreifte Hautmuskelfasern mit der glatten Muskulatur durch Zwischenschaltung elastischer Sehnen in Verbindung.

6. Die Ausbildung elastischer Sehnen hängt weitgehend von mechanischen Faktoren ab.

### Über die Formen und die Verteilungen elastisch-muskulöser Verbindungen in der Haut der Haustaube

#### Zusammenfassung

Das glatte Muskelnetz der *Mm. pennarum* der Vogelhaut (Tauben) enthält an zahlreichen Stellen elastisch-muskulöse Systeme. Für die Federfluren und für die Raine können jeweils typische Formen solcher elastisch-muskulösen Systeme herausgestellt werden. Letztere haben durch die Regulierung der Federstellung eine entscheidende Bedeutung für die aerodynamisch so wichtige glatte Körperoberfläche. Die Ausbildung der hier vorkommenden elastischen Sehnen und Zwischensehnen (*Inscriptiones elasticae*) ist weitgehend von mechanischen Faktoren abhängig. Es wird eine in der Vogelhaut oft anzutreffende Verbindung von glatter mit quergestreifter Muskulatur beschrieben.

## О формах и распределении эластично-мышечных связей козний домашнего голубя

### Краткое содержание

В сетке гладких мышц *Mm. pennarum* в коже птиц (голубей) во многих местах заложены эластично-мышечные системы. У различных видов наблюдаются различные типы таких эластично-мышечных систем. Управляя положением перьев они обеспечивают важную в аэродинамическом отношении гладкую поверхность тела. Развитие встречающихся в этих системах эластичных сухожилий и жилистых прослоек (*Inscriptiones elasticæ*) в значительной мере зависит от механических факторов. Описывается нередко наблюдаемая в коже птиц связь между гладкими и поперечно-полосатыми мышцами.

## On Forms and Distribution of Elastic-Muscular Joints in the skin of the Domestic Pigeon

### Summary

The smooth muscular network of the *Mm. pennarum* in the birds' skin (pigeon) contains in many places elastic-muscular systems. In different species there exist typical forms of such elastic-muscular systems. By regulating the position of the feathers these play a significant rôle in producing a smooth surface of the body, which is of the utmost importance in aerodynamics. The evolution of elastic tendons and sinewy interpositions in these systems (*Inscriptiones elasticæ*) depends, in a high degree, on mechanical factors. An interlacement of smooth and striped muscles often observed in the birds' skin is described.

## Sur les formes et la distribution des systèmes musculaux élastiques de la peau du pigeon domestique

### Résumé

Le réseau musculaire lisse des *musculi pennarum* de la peau d'oiseau (pigeon) contient en beaucoup de points des systèmes musculaux élastiques présentant pour les différentes parties des formes typiques. Ces systèmes musculaux élastiques sont, grâce à la régulation de la position du plumage, d'une importance déci-

sive pour la surface lisse du corps, si importante au point de vue aérodynamique. La formation des tendons et des tendons intermédiaires élastiques (inscriptiones elasticae) qui s'y trouvent, est essentiellement dépendante de facteurs mécaniques. Description d'une combinaison de musculature lisse et transversalement striée qu'on rencontre souvent dans la peau d'oiseau.

### Schrifttum

Benninghoff, A.: Über die Beziehung zwischen elastischem Gerüst und glatter Muskulatur in der Arterienwand und ihre funktionelle Bedeutung. *Z. Zellforsch. usw.* **6** (1929). — Ellenberger: Hdb. d. vgl. mikroskop. Anat. d. Haustiere **1** (1906). — v. Gehlen: Der Acinus der menschl. Lunge als elastisch-muskulöses System. *Morph. Jb.* **85** (1940). — Goerttler: Die Gestaltungsfähigkeit des quergestreiften Muskelgewebes unter dem Einfluß experimentell abgeänderter Funktionsbedingungen. *Verh. dtsh. orthop. Ges.* 1935. — Ders.: Die Differenzierungsbreite tierischer Gewebe im Lichte neuer experimenteller Untersuchungen. S.-B. Heidelbg. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. 1938, 8. Abhdl. — Heim, Fr.: Über die Hautmuskeln der Vögel, ihre Beziehungen zu den Federfluren und ihre Funktionen. *J. Ornithol.* 32. Jg. **12** (1884). — Langley, J. N.: Sympathetic System of Birds. *J. Physiol. (Brit.)* Vol. XXX (1904). — Nagel, A.: Das Bindegewebsgerüst des menschl. Oesophagus in seinen funktionellen Beziehungen zur glatten Muskulatur und den Blutgefäßen. *Morph. Jb.* **81** (1938). — Ders.: Das elastisch-muskulöse System der Tunica dartos und seine Beziehungen zum Blutgefäßnetz. *Morph. Jb.* **83** (1939). — Ders.: Das elastisch-muskulöse System d. Papilla mammae und seine funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **87** (1942). — Ders.: Die Bedeutung elastisch-muskulöser Systeme für die Ausbildung von Schutzeinrichtungen. *Nova acta Leopoldina, Halle* **14** (1945) 102. — Nitzsch: System der Pterylographie (herausg. v. Burmeister) Halle 1940. — Petry, G.: Das elastisch-muskulöse System der Plica lata und seine Bedeutung für den Lymphabfluß des Uterus. *Morph. Jb.* **87** (1942). — Schmidt, E. J.: Zit. in Nagel 1945. — Schneider, H.: Aufbau und Funktion der Patagien guttfliegender Vögel. *Morph. Jb.* **87** (1942). — Seuffert: Über das Vorkommen und Verhalten glatter Muskeln in der Haut der Säugetiere und Vögel. *Würzburger naturwiss. Z.* **3** (1862).

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Freiburg im Br.  
Direktor: Prof. Dr. K. Goertler*

## Der Bau der Sehne

(Beobachtungen über die räumliche Anordnung der kollagenen Substanz)

*Herrn Professor Alfred Benninghoff zum 60. Geburtstag gewidmet*

Von

**Ludwig Keller**

Mit 5 Abbildungen im Text

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich mit der mikroskopisch sichtbaren Architektur der kollagenen Substanz. Hierfür scheint mir die Sehne ein geeignetes Untersuchungsobjekt zu sein, da sie fast ausschließlich aus zugübertragenden kollagenen Fasern besteht, denen gegenüber elastische Interzellulärsubstanzen und lockeres Gefäßbindegewebe in den Hintergrund treten. Der Bau der Sehne wird also wohl in erster Linie durch die Lagerung der zugübertragenden kollagenen Bestandteile bestimmt.

Als Untersuchungsobjekte wurden nur zugbeanspruchte Teile längerer Sehnen (vorwiegend Flexoren der Extremitäten) ausgewählt. Muskel- und skeletnahe Teile und über Hypomochlia laufende Teile von Sehnen werden in den folgenden Ausführungen nicht berücksichtigt. Untersucht wurden Sehnen von Mensch, Rind und Hund und vergleichsweise auch von Vögeln und Fröschen. Der Hauptteil der Untersuchung stützt sich auf die Präparation von frischen und fixierten Sehnen unter der Lupe. Frische Sehnenstücke wurden in Brunnenwasser, in Ringerlösung und im Zustand des Austrocknens untersucht, auch wurden die Strukturveränderungen bei Einwirkung von Säuren und Basen und bei Erhitzen beobachtet. Fixierte Sehnenstücke wurden sowohl in Wasser, Formol und Alkohol, sowie auch in getrocknetem Zustande zergliedert. Beobachtungen an ganzen Sehnen und mikroskopische Befunde im Auflicht, Durchlicht und polarisierten Licht — vorwiegend an ungefärbten Gefrierschnitten und Zupfpräparaten — ergänzten die Untersuchungen. Auch Elektivdarstellung der elastischen Substanz und Silberimprägnation nach Bielschowski wurde gelegentlich vorgenommen.



### Befunde

Die makroskopische Betrachtung einer Sehne ergibt, daß die an ihrer Oberfläche sichtbaren groben Faserbündel 1. in ihrer Breite dauernd Veränderungen aufweisen, 2. gelegentlich Aufzweigungen zeigen und 3. häufig in die Tiefe der Sehne einstrahlen bzw. aus ihr hervorkommen. Vor allem der Lagewechsel der groben zugübertragenden Bündel von der Oberfläche zur Tiefe der Sehne und umgekehrt, steht in Abhängigkeit von Formänderungen der Sehne. So ist z. B. dieser Wechsel der Bündel von der Oberfläche zur Tiefe besonders häufig an Stellen von Sehnen, an denen sich ein runder Sehnenquerschnitt in einen abgeflachten umwandelt. Die Sehnoberfläche mit ihren in die Tiefe einstrahlenden und aus ihr auftauchenden Bündeln kann dabei auch das Bild einer bilateralen Symmetrie zeigen; dies um so mehr, je gleichmäßiger sich die Sehne verformt (z. B. Flexor dig. superficialis des Menschen im Bereich der Vola manus).

Der Eintritt von Blutgefäßen in die Sehne liegt in der Regel an der skeletnahen Oberfläche; er erfolgt meist senkrecht zur Längsachse der Sehne. An Stellen, an welchen die zugübertragenden Bündel gehäuft ihre Lage zur Oberfläche der Sehne verändern, scheint der Gefäßeintritt allgemein von der senkrechten Lage zur Längsachse der Sehne abzuweichen. In der Nähe von Gefäßeintrittsstellen treten Aufzweigungen in den benachbarten oberflächlich gelegenen zugübertragenden Bündeln etwas gehäuft auf.

Der Vergleich von Querschnitten durch Sehnen, die im Abstand von einigen Millimetern gelegt wurden, ergibt, daß die großen, mit bloßem Auge sichtbaren zugübertragenden Faserbündel, sowohl ihrer Größe und Form, wie auch ihrer Zahl nach, in den einzelnen Querschnittsebenen ungleich sind. Jeder einzelne Querschnitt zeigt an mehreren der groben zugübertragenden Bündel ein oft nur einseitiges Eindringen des Peritenonium int., das die Aufspaltung bzw. die Vereinigung dieser Bündel anzeigt.

Die großen Bündel einer Sehne sind wiederum durch dünnere Lagen von Peritenonium int. untergegliedert in kleinere. Diese Untergliederung durch das Peritenonium int. kann sich bei großen Sehnen, deren größte Bündel Durchmesser bis zu ca. 2 mm aufweisen, auch öfter wiederholen, bis die kleinste Baueinheit, das Primärbündel, erreicht wird, welches vom Endotenonium umwickelt ist. Die Dicke des Endotenoniums liegt allerdings bereits an der Auflösungsgrenze unserer Mikroskope.

Die Räume des Peritononium int., in welchen größere Gefäße liegen, sind weiter als die von größeren Gefäßen freien. Die ernährenden Gefäße der Sehnen laufen parallel zu ihrer Längsachse, also senkrecht zu den bereits erwähnten in die Sehne eintretenden Gefäßen.

Die Zergliederung einer Sehne durch Zerzupfen zeigt, daß die größten Bündel ein weitmaschiges dreidimensionales Netz bilden. Absplitterungen der Faserbündel verbinden sich mit benachbarten; weit seltener geht ein größeres Faserbündel durch seine Aufsplitterung ganz in die Nachbarbündel über bzw. entsteht ein neues Bündel durch Aufzweigung seiner Nachbarn. Die Intensität der Absplitterung der groben Bündel ist in Sehnen verschiedenen Baues verschieden; sie wechselt auch in der gleichen Sehne an Stellen verschiedener baulicher Eigenart. Die größten Bündel der meisten Sehnen der untersuchten Säuger haben ihre Verzweigungen im Abstand von wenigen Millimetern bis zu 1 cm. Die Absplitterung, die von einem großen Bündel in ein benachbartes übergeht, besteht aus einem oder mehreren Sekundärbündeln der nächst kleineren Ordnung bis zur Teilung der Bündel in annähernd gleiche Teile. Ein achsenparalleles Herausreißen einer Absplitterung aus einem Bündel ist unmöglich. Zerzupft man — wie Abb. 1 zeigt — ein Sekundärbündel von 0,6 mm Durchmesser, so sieht man eine Verzweigung seiner Fasern in Abständen von weniger als 1 mm bis zu wenigen Millimetern ihrer Länge. Die Aufzweigungen der kleinen Sekundärbündel unterscheiden sich von den Abzweigungen der großen Sekundärbündel durch geringere Durchmesserdiffereenz ihrer Kaliber. Die Dichte der Flechtung wird deutlich veranschaulicht durch die Tatsache, daß sich durch Zug an einer ca. 0,1 mm dicken einstrahlenden Faser in einem ca. 0,5 mm dicken Bündel die unter der Lupe sichtbare Querstreifung schon eine kurze Strecke nach der Einstrahlung des zugbelasteten Bündels gleichmäßig aufhebt. Die Fasern der kleinen Sekundärbündel bilden also sehr enge dreidimensionale Netze.

Fasern von einer Dicke von ca. 0,02 mm und kleinere Fasern zeigen eher ein Abgehen kleiner Fibrillenbündel in regelmäßigen Abständen als Aufsplitterungen im Sinne eines Netzwerkes. Bei der Zergliederung dieser kleinen Sekundärbündel gewellter Sehnen hat man häufig den Eindruck einer Torsion derselben. In verschiedenen Sehnenabschnitten scheinen auch in benachbarten Bündeln gleichsinnige Torsionen zu überwiegen. Kleinste Sekun-

därbündel zeigen immer eine Torsion ihrer Fasern. Die Primärbündel, die einen Durchmesser von ca.  $5-10\mu$  aufweisen, lassen ebenfalls stets eine Torsion ihrer Fibrillenbündel erkennen.

Wie schon das Schnittbild zeigt, weisen auch die Primärbündel eine starke Verzweigung auf. Die Primärbündel der meisten untersuchten Sehnen der Säuger zeigen im Schnittbild eine Wellung, deren Wellenlänge am Totalpräparat den Abständen der Querstreifen entspricht. Schneidet man eine Sehne, deren Primärbündel



Abb. 1. Vergr. 16fach. Flexor. dig. prof. III Mensch aus Vola proximal vom Lumbricalisansatz

eine starke Wellung zeigen, parallel zu ihrer Längsachse in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen, so zeigen Schnitte aus beiden Ebenen gleiche Wellung der Primärbündel. Anschnitte von Primärbündeln können in keiner der senkrecht aufeinanderstehenden Schnittebenen gehäuft gefunden werden. Dieser Befund weist darauf hin, daß es sich wohl nicht um eine in einer Ebene des Raumes liegende Wellung, sondern vielmehr um eine Spiralwindung handeln dürfte.

Untersucht man nun zerzupfte Schnittpräparate von gewellten Sehnen, bei denen die Fasern quer zu ihrer Längsrichtung aufgelockert wurden, so bemerkt man bei ca. 1000facher Vergrößerung, daß die an der konvexen Seite der Primärbündel gelegenen Fibrillen immer in die Tiefe des Primärbündels eindringen. Untersucht man stärker zerzupfte Primärbündel, so zeigt sich, daß diese

wieder aus kleineren Einheiten von Fibrillenbündeln verschiedener Größenordnungen und deren kleinste erst aus den kollagenen Fibrillen bestehen. An günstigen Stellen der Zupfpräparate kann man durch Verschiebung der optischen Ebene erkennen, daß die kollagenen Fibrillen, die eben noch wahrnehmbar sind, immer in gleichsinnigen Spiraltouren zu kleinen Bündeln zusammengeordnet sind. Auch diese kleinen Bündel scheinen wiederum durch

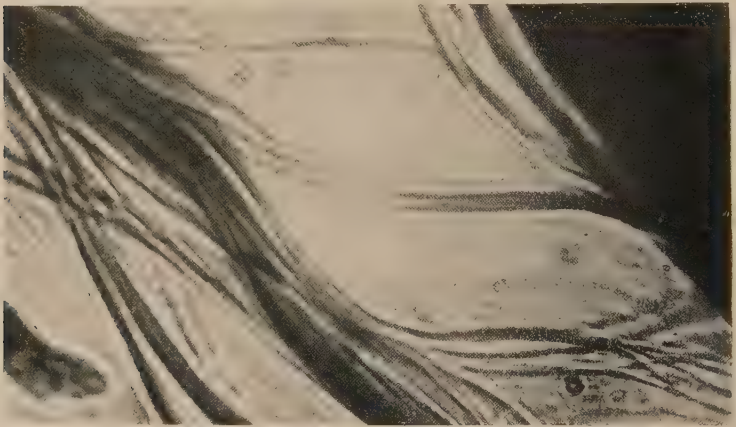


Abb. 2. Vergr. 1000 fach. Gefrierschnitt 30  $\mu$ . Versilberung nach Bielschowski. Zupfpräparat. Flexorenschne Rind

gleichsinnige Spiralwindungen zu größeren und diese erst zu den Primärbündeln zusammengeordnet zu sein. Während die kollagenen Fibrillen im kleinsten Bündel stets gleichsinnige Spiralen mit gleichem Steigungswinkel bilden, zeigen die nächst größeren Bündel innerhalb des Primärbündels bei ebenfalls gleichsinniger Spiralwindung verschiedene Steigungswinkel, wodurch das Bild einer Durchflechtung hervorgerufen wird (Abb. 2).

Wenn auch diese Befunde nur an Zupfpräparaten, also nach Zerstörung der räumlichen Anordnung der Teile, erhoben werden können, so erlauben sie — da sich stets analoge Bilder bieten — doch den Schluß einer spiraligen Anordnung der kollagenen Fibrillen und ihrer Bündelungseinheiten im Primärbündel der Sehne. Die Verschiedenheit der Steigungswinkel und somit die Art der Flechtung der kleinen Bündel im Primärbündel ist natürlich nach dessen Zerreißung nur mehr andeutungsweise zu vermuten. In Abb. 2 ist eine derartige Aufsplitterung eines Primär-



bündels dargestellt, wobei natürlich nur eine Durchflechtung, nicht aber die spiralige Windung der kleinsten Bündel erkennbar ist, die nur durch Hebung und Senkung der optischen Ebene deutlich wird. Abb. 3 zeigt im geschrumpften Schnittpräparat sich regelmäßig aufsplitternde Teile von Primärbündeln, die den durch Schrumpfung erweiterten Raum des Peritenonium int. überbrücken. Das



Abb. 3. Vergr. 400 fach. 80  $\mu$  dicker Gefrierschnitt auf Objektträger getrocknet. Flexorensehne Kalb

schräg durch das Bild ziehende Primärbündel läßt Spiralwindungen erkennen. Die rechts unten im Bild sichtbaren regelmäßigen Winkel und die annähernde Massengleichheit der auseinandergezogenen Teile eines Primärbündels erlauben den Schluß auf eine strenge Gesetzmäßigkeit der Flechtung innerhalb des Primärbündels.

Das Endotenonium scheint in vorwiegend einseitiger Faserwindung die Primärbündel zu umgeben. In regelmäßig erscheinenden Abständen verlassen Fasern die Primärbündel, um sich in das Endotenonium bzw. Peritenonium int. zu verflechten, in dem sie nur auf kurze Strecken als stärkere Bündel imponieren.

Die Fasern des Endotenonium stehen in kontinuierlichem Zusammenhang mit denen des Peritenonium int. In einem durch Schrumpfung erweiterten größeren Raum des Peritenonium int. überkreuzen sich die in zwei Richtungen parallel verlaufenden Fasern. Abb. 4 zeigt durch Schrumpfung erweiterte kleinere



Abb. 4. Vergr. 400fach. 30  $\mu$  dicker Gefrierschnitt auf Objektträger getrocknet. Flexorenschne Kalb

Räume des Peritenonium int., dessen parallel verlaufende Fasern zum weitaus größten Teil nur in einer Richtung liegen. Demnach sind also größere Sekundärbündel häufiger gleichmäßig in beiden Richtungen von den Fasern des Peritenonium int. spiralig umwunden, während bei kleineren Sekundärbündeln gelegentlich eine einseitige spiralige Umwicklung deutlich bevorzugt ist. Im Ganzen wechselt der Faserverlauf mit vorwiegend einseitiger Anordnung der Fasern des Peritenonium int. oft stark an verschiedenen Stellen der gleichen Sehne, was besonders auch durch den

Richtungswechsel der Fasern zum Ausdruck kommt. Die Fasern des Peritenonium int. bilden ebenso wie die des Endotenonium spitze Winkel zur Längsachse des von ihnen umgürteten zugübertragenden Fasermaterials. Bemerkenswert erscheint, daß die Steigungswinkel der rechts- und linksgängigen Spiralen von Fall zu Fall verschieden sein können. In das Peritenonium int. strahlen gelegentlich größere Abzweigungen benachbarter Primärbündel ein, um sich dort bald aufzusplintern.

In der Nachbarschaft größerer Gefäße zeigt das Peritenonium int. gewisse architektonische Besonderheiten: Bei den senkrecht zur Längsachse der Sehne verlaufenden Gefäßen, welche in die Sehne eindringen, scheint es weniger in das Gefäßbindegewebe einzudringen, als bei den parallel zur Längsachse der Sehnen verlaufenden größeren Gefäßen. In der Umgebung der in die Sehne eintretenden Gefäße scheint die Verzweigung der zugübertragenden Primärbündel und auch Sekundärbündel meist etwas stärker zu sein. Man hat den Eindruck, daß die Offenhaltung der größeren Gefäßräume in der Sehne weit eher durch die Architektur der zugübertragenden Faserbündel als von dem perivasculären Bindegewebe aus gewährleistet wird. Daneben steht ja auch das Peritenonium int., das ja die Gefäße in der Sehne verankert und somit in das Gefäßbindegewebe übergeht, in kontinuierlichem Zusammenhang mit den zugübertragenden Fasern.

Das Peritenonium ext. wird ebenso wie das Peritenonium int. von Aufsplitterungen der zugübertragenden Fasern durchsetzt, wobei ganze Primärbündel des zugübertragenden Materials in das Peritenonium ext. übergehen können.

#### Über den Bau der kollagenen Substanz der Sehne.

Die räumliche Zusammenordnung der letzten Bausteine der kollagenen Substanz war in jüngster Zeit vielfach Gegenstand von Untersuchungen. Diese vermitteln uns eine gewisse Vorstellung vom Aufbau der an der Grenze der optischen Darstellungsmöglichkeit liegenden Kollagenfibrille. K ü n t z e l findet an getrocknetem Material bei indirekter röntgenografischer Messung der Polypeptidketten des Kollagens für diese eine Breitenausdehnung von 11,5 A und eine Dicke von 4,4 A. G r o ß und S c h m i t t (zit. nach W o l p e r s) konnten durch chemische und thermische Einwirkung eine Aufsplitterung von Kollagenfibrillen in Bündel von Polypeptidketten (Filamente) erreichen, deren größte eine Dicke bis zu 100 A

aufwiesen. Die Dicke der bisher in verschiedenen Organen verschiedener Tierarten untersuchten kollagenen Fibrillen schwankt zwischen 200 A ( $0,02 \mu$ ) und 4000 A ( $0,4 \mu$ ). Diese Unterschiede scheinen in direkter Abhängigkeit von der mechanischen Beanspruchung des Kollagenmaterials zu stehen. Auch am gleichen Objekt können durch Verschiedenheit des Alters und der Belastungsintensität Dickenunterschiede der kollagenen Fibrillen — allerdings nur bis zu ca. 10 A — auftreten, wie dies Ingelmark an den durch Ultraschallwellen isolierten Fibrillen von Ratten-sehnen nachweist. Röntgenographische und elektronenmikroskopische Untersuchungen lassen den Schluß auf eine strenge, fast krystallähnliche Ordnung im molekularen und übermolekularen Bereich des Materials der kollagenen Fibrille zu.

Bei dem vorwiegend untersuchten Material (Sehnen von Rind und Mensch) und seiner Vorbehandlung liegen die kollagenen Fibrillen mit einer Dicke von meist weit über  $0,1 \mu$  immer noch innerhalb der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit. Über die Form der kollagenen Fibrille kann jedoch wegen der Kleinheit des Objekts keine bindende Aussage gemacht werden. Trotzdem glaube ich die von Heringa und seinen Mitarbeitern (1926) vorwiegend auf Grund röntgenographischer Darstellung vertretene Ansicht vom spiraligen Bau der kollagenen Fibrille in den vorliegenden Ausführungen bestätigen zu können. Der subjektive Eindruck, den die kollagene Fibrille, bzw. ihre Bruchstücke erwecken, läßt ein spiraliges Band von größerer Breite und geringerer Dicke, nie aber ein gerades rundes Gebilde vermuten. Auch über die Länge der kollagenen Fibrille ist eine sichere Aussage nicht möglich. Da Enden kollagener Fibrillen nur an Stellen gefunden werden konnten, an denen die Präparate gröbster mechanischer Einwirkung ausgesetzt waren, hat man den Eindruck, daß es sich in diesen Fällen eher um Rißstellen als um Endigungen der Fibrillen handelt. Man kann sich also die kollagene Fibrille als ein sehr langes spiralig gewundenes Band von annähernd elliptischem Querschnitt vorstellen.

Eine Anzahl von spiralig angeordneten Einzelfibrillen mit gleichem Steigungswinkel bildet regelmäßig die kleinsten Bündel. Diese ebenfalls gleichsinnig spiralig angeordneten kleinsten Bündel wiederum bilden größere Bündel, in denen lediglich durch Verschiedenheit des Steigungswinkels der Spirale der kleinsten Bündel eine gewisse Flechtung auftritt. Durch Wiederholung des



gleichen Prinzips können immer größere Baueinheiten erreicht werden. Diese durch gleichsinnige Flechtung zu einer größeren Baueinheit zusammengefügtten kleineren Einheiten gehen häufig aus dieser ihrer Einheit in eine benachbarte über. Die größeren Baueinheiten innerhalb eines Primärbündels der Sehne sind durch diese gegenseitigen Anastomosen so eng miteinander verflochten, daß sie eigentlich überhaupt nicht als Baueinheiten angesprochen werden können. Das Primärbündel der Sehne ist demnach eine Summation von gleichsinnig spiralig angeordneten Windungssystemen verschiedener Ordnung. Eine geringe Verschiedenheit der Steigungswinkel der größeren dieser Systeme bewirkt eine so kompliziert erscheinende Verflechtung derselben, daß eine optische Analyse beinahe unmöglich erscheint<sup>1</sup>.

Ein Schluß auf die räumliche Ordnung innerhalb dieser Systeme kann schon aus der gleichmäßigen Form der Primärbündel gezogen werden. Ebenso weist der gleichmäßige Abgang von Teilen der Primärbündel auf eine gesetzmäßige Anordnung der Teile innerhalb derselben. Man darf also wohl für den Bau der Primärbündel eine ähnliche Ordnung wie für den der Fibrille annehmen. Bei der Intensität der Flechtung der Teile innerhalb des Primärbündels erscheint eine irgendwie geartete Kitt-Substanz für die Aufrechterhaltung des Zusammenhangs der Teile innerhalb des Primärbündels absolut unnötig. Natürlich wird sich in den zwischen den Fibrillen gelegenen Räumen eine Körperflüssigkeit von ortsspezifischer Zusammensetzung finden.

Mit den Primärbündeln der Sehne befaßt sich das Schrifttum vieler Jahrzehnte ausführlich. Es sei mir daher erlaubt, hier nur einige Befunde in den Vordergrund zu stellen. Der Beschreibung des ersten Auftretens der Wellung der Primärbündel und der Veränderung ihrer Wellenlänge und Wellenhöhe mit zunehmendem Alter kann ebensowenig wie der Schilderung ihrer funktionellen Bedeutung durch Nauck (1931) Neues hinzugefügt werden. Lediglich zu der von Nauck im Zusammenhang der Leistung als

---

<sup>1</sup> Die spiralige Anordnung der kollagenen Fibrillen bei der Bildung eines Primärbündels im Muskel-Sehnenübergang geht auch deutlich aus Abb. 7 von J. W. Schmidt, Z. Zellforsch. usw. 24 (1936) hervor. Ebenso zeigen die Abb. 12 (A. C.) von A. Beirati, Z. Zellforsch. usw. 28 (1938) neben den durch verschiedenes Alter bedingten Größenunterschieden der Fibrillen deutlich den Typ der spiraligen Flechtung der Fibrillen der Rindersehnen.

belanglos offen gelassenen Frage einer eventuellen spiraligen Anordnung der Primärbündel sei hier Stellung genommen. Der geschilderte Befund gleicher Höhe der Wellen bei verschiedener Richtung der Längsschnitte durch die Sehne spricht wohl eher für eine spiralige Anordnung als für eine in einer Ebene verlaufende Wellung der Primärbündel der Sehne. Die Tatsache, daß an Längsschnitten gewellter Sehnen nur selten Anschnitte von Primär-

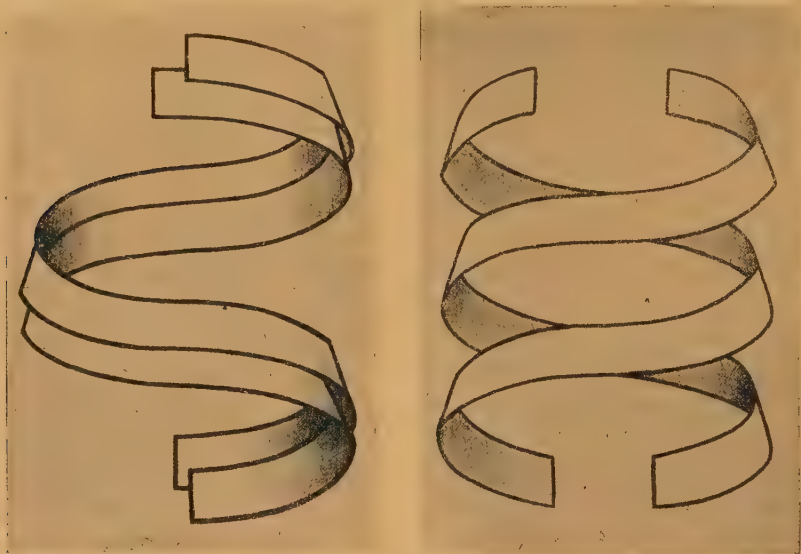


Abb. 5. Schemat. Darstellung verschiedener räumlicher Anordnung von Spiralsystemen

bündeln vorliegen, läßt weiterhin vermuten, daß der optische Eindruck der Wellen größer ist als die wirkliche Amplitude derselben. Am ungefärbten Schnittbild läßt sich durch Veränderung des Einfallswinkels des durchfallenden Lichtes eine Verschiebung der Wellen erzielen. Dies bedeutet, daß die optisch wahrnehmbare Wellung vom Lichtbrechungsvermögen des Substrates abhängt. Eigenartig erscheint, daß die Primärbündel der Beugesehne des Vogelfußes keine Wellung erkennen lassen, obgleich sie bei ihrer Zergliederung einen ähnlichen Aufbau zeigen, wie gewellte Primärbündel. Die schematische Darstellung (Abb. 5), die sicher keinerlei Anspruch auf eine Wiedergabe kollagener Fibrillen und ihrer räumlichen Anordnung erheben darf, will lediglich Anordnungen spiralig gewundener lichtbrechender Fasersysteme zeigen, die im einen Fall eine Verstärkung und im anderen Fall eine weit-

gehende Aufhebung des Lichtbrechungseffektes im Sinne einer Wellung erzielen würden. Den geschilderten vielfachen Verwindungen innerhalb der Primärbündel liegt bei gewellten und nicht gewellten Sehnen ein zumindest sehr ähnliches Prinzip der Bündelung der Fibrillen zugrunde. Der verschiedene Aspekt, den die größere Ordnung der Teile bietet, wird also wohl in geringen, optisch nicht nachweisbaren Verschiedenheiten in der räumlichen Anordnung der Fibrillen zu suchen sein.

Wallraff findet im Herzbeutel „in einigen Fällen ... kollagene Fasern, die von elastischen mehrfach in einer Schraubenlinie unter einem Winkel von etwa  $45^\circ$  umwickelt wurden“. Für diese Kollagenfasern ist zumindest eine leichte spiralige Anordnung zu erwarten, obwohl nach Wallraff im Herzbeutel die Wellen der kollagenen Fasern in der Regel in einer Ebene liegen. Den Befund der Primärbündel, die gruppenweise in Links- und Rechtswindungen spiralig gewunden seien, teilen Heringa und Lohr bereits 1926 mit. Auch Mollier bestätigt 1937 die spiralige Anordnung der Primärbündel gewellter Sehnen.

Die Wellung der Primärfasern der Sehne scheint nach den im Schrifttum meist vertretenen Ansichten durch elastische Fasern bedingt. Zahlreiche Versuche beweisen durch Zerstörung der elastischen Substanz deren Bedeutung für die Formhaltung der Wellung des Kollagenmaterials. Offen bleibt hier allerdings die Frage nach der Veränderung der Feinstruktur des Kollagens bei Zerstörung der Elastizität der elastischen Elemente. Die Art der räumlichen Zusammenordnung der Fibrillen im Primärbündel der Sehne läßt zumindest eine Anpassung dieser Architekturen an die Form der Wellung erkennen. In den von elastischen Elementen freien Beugesehnen des Vogelfußes konnte ich 1943 starke Durchflechtungen von Faserbündeln zeigen. Diese Tatsache beweist daß auch die Primärbündel dieser Sehne wohl kaum eine gerade Verlaufsrichtung besitzen. Es ist natürlich höchst wahrscheinlich, daß besonders bei Wellen von hoher Amplitude dem elastischen Material eine wesentliche Bedeutung für die Formhaltung derselben beizumessen ist.

Die Beschreibung der dreidimensionalen netzartigen Anordnung der Sekundärbündel verschiedener Größenordnung kann durch einen Hinweis auf Molliers Ausführungen (1937) ersetzt werden. Nach den mitgeteilten Befunden, die größtenteils an längeren Sehnen mit rundlichem Querschnitt in größerem Abstand vora

Muskel und vom Skeletstück erhoben wurden, liegt in den Sehnen allgemein eine netzartige Flechtung bis in den Bereich der größten Faserbündel vor.

Der Bau des Endotenonium und des Peritenonium int. ist bereits von N a u c k beschrieben, dessen Befunde von M o l l i e r bestätigt wurden. Besonders hervorgehoben sei hier nur noch die Tatsache der zahlreichen gegenseitigen Anastomosen der Primärbündel der Sehne, das Einstrahlen größerer Teile derselben in das Peritenonium int. und ext. (in das Geflecht des letzteren strahlen gelegentlich sogar ganze Primärbündel ein) und der in regelmäßigen Abständen aus den Primärbündeln austretenden feinsten Bündel, welche in das Endotenonium einstrahlen.

Die in der Sehne vorliegenden Bauprinzipien der kollagenen Substanz stellen keinen Spezialfall dar. (Siehe auch v. K ü g e l g e n: „Über den Wandbau der großen Venen“, Festschrift für A. Benninghoff, Morph. Jb. 91 (1951)).

## Der Bau der Sehne

### Zusammenfassung

Kollagenfibrillen in gleichmäßiger spiraliger Anordnung bilden kleinste Bündel. Wiederholung dieses Prinzips schafft größere Baueinheiten, die durch Verschiedenheit der Steigungswinkel der Spiralen Durchflechtungen zeigen.

Die Primärbündel der Sehne sind ebenfalls meist spiralig angeordnet mit gruppenweise gleichsinniger Windung: Sie zeigen häufig Abzweigungen. Bei größeren Baueinheiten schwindet die spiralige Anordnung und wird durch einen raumnetzartigen Zusammenhang ersetzt.

## Лудвиг Келлер: О структуре сухожилия

### Краткое содержание

Равномерно спирально расположенные коллагенные волокна образуют наименьшие связки. Вследствие повторения этого принципа возникают большие структуральные единицы, которые, из-за различия их наклонных углов, переплетаются.

Первичные связки сухожилия также обыкновенно расположены спирально, с группами завитков одного направления. Они нередко разветвляются. В более крупных структуральных единицах спиральное расположение исчезает и заменяется клетчатым строением.



## The Structure of the Tendon

### Summary

Collagenous fibrils in a uniform spiral arrangement form minute bundles. By reiteration of this principle arise greater structural units, showing interlacement as the result of a difference of the mounting angles.

The primary bundles of the tendon too are mostly arranged in spirals with groups of equal winding. Frequently they show ramifications. In greater units the spiral arrangement disappears and is replaced by a spatial network.

## La structure du tendon

### Résumé

Les fibrilles collagènes disposées en spirales uniformes forment des faisceaux très petits. La répétition de ce système crée des éléments de structure plus grands, qui, par suite de la diversité des angles d'inclinaison des spirales, présentent des entrelacements.

Les faisceaux primitifs du tendon sont également le plus souvent disposés en spirales, présentant par groupes des spires de même sens: ils présentent souvent des ramifications. Dans les unités de structure majeures, la disposition spirale disparaît; elle est remplacée par un système ressemblant à un réseau spatial.

### Schrifttum

Baer, J. P.: Der funktionelle Bau der Symphyse im Embryonal- und Kindesalter im polarisierten Licht. *Acta Anatomica* 7 (1949). — Bairati, A.: Mutamenti nei caratteri morfologici e nelle proprietà fisiche delle fibrille tendinee nello sviluppo e nell'accrescimento. *Z. Zellforsch. usw.* 28, 4 (1938). — Bargmann, W.: Zur Kenntnis der Knorpelarchitekturen. *Z. Zellforsch. usw.* 29 (1939). — Becher, H., und Osterhage, K. H.: Über die morphologischen und funktionellen Beziehungen zwischen kollagenen und elastischen Fasern in der Rindersklera. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* 101 (1933). — Benninghoff, A.: Der funktionelle Bau des Hyalinknorpels. *Ergebn. d. Anat.* 26 (1925). — Über die Entstehung funktioneller Strukturen. *Verh. d. Anat. Ges. Amsterdam* (1930). — Funktionelle Anpassung im Bereich des Bindegewebes. *Verh. d. Anat. Ges. Breslau* (1931). — Bauprinzipien des Bindegewebes und der Muskulatur und ihre funktionelle Bedeutung. *Verh. dtsh. orthop. Ges.* (1935). — Boehm, G.: Kurzzeitige Röntgeninterferenzaufnahmen als neue physiologische Untersuchungsmethode. *Z. Biol.* 91 (1931). — Bouin: *Elements Histol.* Paris (1929). — Bovers, E.: Experimentelle Studien zur funktionellen Struktur der bindegewebigen Augenhüllen. *Morph. Jb.* 83 (1939). — Duke, K.: The

fibrous connective tissue of the rabbit ovarium from sex differentiation to maturity. *Anat. Rec.* **98** (1947). — v. Ebner, V.: Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig (1882). — Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole. S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Anat. usw. **103** (1894). — Weitere Versuche über die Umkehrung der Doppelbrechung leimgebender Gewebe durch Reagenzien. *Ibidem* **105** (1896). — Ewald, A.: Beiträge zur Kenntnis des Kollagens I und II. *Z. physiol. Chem.* **105** (1919). — Feneis, H.: Über die Anordnung und die Bedeutung des Bindegewebes für die Mechanik der Skelettmuskulatur. *Morph. Jb.* **76** (1935). — Fischer, E.: Die konstruktive Anordnung der kollagenen Fasern in der Sklera und den Sehnervenscheiden des Rinderauges. *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **101** (1933). — Florentin, P.: Une methode simple pour l'étude du tendon dissocié *Bull. Histol. appl. etc.* **11** (1934). — Frey-Wyssling, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin (1938). — Goerttler, K.: Die Architektur der Muskelwand des menschl. Uterus und ihre funktionelle Bedeutung. *Morph. Jb.* **65** (1934). — v. Gehlen, H.: Über das Verhalten des Bindegewebes an den Oberflächen künstlich geschaffener Körperhöhlen. *Anat. Anz., Erg.-H.* **88** (1939). — Hass, G. and McDonald: Studies of Collagen I und II. *Amer. J. Path.* **16**, 5 (1940). — Häggqvist, G.: Wie überträgt sich die Zugkraft der Muskeln auf die Sehnen? *Anat. Anz.* **53** (1920). — Heringa, G. C. en Lohr, H. A.: Onderzoek naar den physisch-chemischen bouw der kollagene stof. I. Over de spiraalvormige rangschikking en over z. g. hyroskopische torsie van de kollagene bundels van pezen. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. — Verslag van de gewone Vergaderingen der Afdeeling natuurkunde. Deel XXXV **2** (1926). — en Minnaert, M.: Onderzoek naar den physisch-chemischen bouw der kollagene stof. II. Over een optisch verschijnsel waargenomen aan peesdorsneden. *Ibidem* **2** (1926). — en Kolkmeijer, P. N.: Onderzoek naar den physisch-chemischen bouw der kollagene stof. III. Verslag van den onderzoek mit Röntgenstralen naar de structuur der kollagene stof. *Ibidem* **2** (1926). — Heringa, G. C.: Anpassung im Bereich des Bindegewebes. *Verh. d. Anat. Ges. Breslau* (1931). — Ingelmark, B. E.: Der Bau der Sehnen während verschiedener Altersperioden und unter wechselnden funktionellen Bedingungen. I. Eine quantitative morpholog. Untersuchung an den Achillessehnen weißer Ratten. II. An electron-microscopic investigation of Achilles tendon from white rats. — *Acta anatomica* **6** (1948). — Keller, L.: Der Bau einer zeitweilig druckbelasteten Gleitsehne. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **53** (1943). — König, J.: Über die Wirkung von Hautnarben, Amputationen und Gelenkversteifungen auf das Gefüge der umgebenden Lederhaut. *Morph. Jb.* **87** (1943). — Küntzel, A.: Untersuchungen über die Formdoppelbrechung der gegerbten kollagenen Fasern. *Collegium* **4** (1929). — Küntzel, A., und Pracke, F.: Morphologie und Feinbau der kollagenen Faser. *Biochem. Z.* **267** (1933). — Langelaan, J. W.: Über mikroskopische Gitteranalyse. *Arch. neerld. Physiol.* **22** (1937). — v. Lanz, T.: Zur

Struktur der Dura mater spinalis. Verh. d. Anat. Ges. (1928). — Zur Entwicklung der konstruktiven Form der Wurzelhaut. Verh. d. Anat. Ges. Breslau (1931). — Lubarsch, O.: Über die Transplantation konservierter Sehnen. Virchows Arch. **250**, 1—2 (1924). — Lubosch, W.: Muskel und Sehne. Morph. Jb. **80**, 1 (1937). — Maximow, A.: Bindegewebe, in: v. Möllendorffs Handb. d. mikr. Anat. d. Mensch., Bd. II, 1, Berlin (1927). — Mollier, G.: Beziehung zwischen Form und Funktion der Sehnen im Muskel-Sehnen-Knochen-System. Morph. Jb. **79**, 2 (1937). — Mollier, S.: Die Konstruktion der vorderen weichen Bauchwand des menschl. Körpers. Z. Anat. u. Entw.gesch. **93**, 5. — Nageotte, J.: Il n'y a pas de substance amorphe dans la trame conjonctive. C. r. Soc. Biol. **87** (1922). — La structure du faisceau conjonctive étudié particulièrement dans le tendon. Ibid. **87** (1922). — Tramé et cellules dans le tendon. Arch. Biol. Liège. Paris **47**, 4 (1936). — Nauck, E. Th.: Die Wellung der Sehnenfasern, ihre Ursache und ihre funktionelle Bedeutung. Morph. Jb. **68** (1931). — Bemerkungen über den mechanisch-funktionellen Bau der Nerven. Verh. d. Anat. Ges. Breslau (1931). — Die funktionellen Beziehungen zwischen kollagenen Fibrillen und elastischen Fasern. Morph. Jb. **70**, 3—4 (1932). — v. Palos, L.: Über den Zusammenhang zwischen Sehnen und Muskelfasern. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **51** (1942). — Petersen, H.: Einiges über die Formänderung gebogener Stäbe mit verschiedenem Material. Naturw. **14** (1926). Histologie und mikr. Anatomie. München (1935). — Pfeiffer, H. H.: Polarisationsmikroskopische Messungen an Kollagenfibrillen in vitro. Arch. Zellforsch. **24** (1942). — Quast, P.: Zur Histologie der Muskel-Sehnengrenze und das interfasciculäre Bindegewebe des Herzmuskels. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **4** (1925). — Ranvier, L.: Traité technique d'histologie. Paris (1889). — Rolshöven, E.: Vergleichende Morphologie funktioneller Strukturen des Bindegewebes. S.-B. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marbg. (1940). — Schiefferdecker, J., und Kossel, M.: Gewebelehre mit besond. Berücksichtigung des menschl. Körpers. 1. Abt. Braunschweig (1891). — Schmidt, J. W.: Polarisationsoptische Analyse des submikroskopischen Baues von Zellen und Geweben. Abderhalden Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 10 (1934). — Verbindungen der Myo- und Sehnenfibrillen polarisationsoptisch geprüft am Rückenfloßmuskel von Hippocampus. Z. Zellforsch. usw. **24** (1936). — Der Wandel der opt. Anisotropie bei topochemischen Reaktionen histologischer Strukturen. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Natur u. Heilk. Gießen. Naturw. Abt. **23** (1947). — Triepel, H.: Einführung in die physikalische Anatomie. Wiesbaden (1902). — Wallraff, J.: Der menschl. Herzbeutel, sein Bau und seine Bedeutung für den Kreislauf. Morph. Jb. **80**, 3 (1938). — Watzka, M.: Über den Bau der Bindegewebsbündel des menschl. Omentum. Verh. d. Anat. Ges. Königsberg (1937). — Wolpers, C.: Elektronenmikroskopie der Plasma-Derivate. Grenzgebiete der Med. 2. Jg. H. **12** (1949). — Elektronenmikroskopische Kollagenbefunde. Das Leder **1**, 1 (1950).

*Aus dem Anatomischen Institut Tübingen  
Direktor: Prof. Dr. W. Jacoby*

## **Zur Entfaltung des Skelettmuskels**

Von

**H. Feneis**

Mit 10 Abbildungen im Text

*Herrn Prof. Dr. A. Benninghoff zum 60. Geburtstag  
in tiefster Verehrung und Dankbarkeit*

Durch nichts wird die innere Bauweise des Skelettmuskels so entscheidend beeinflußt wie durch die mit seiner Funktion verbundene Formänderung. Sie besteht einmal in einer Längen-, zum anderen in der damit verbundenen Querschnittsveränderung.

Wenn man voraussetzt, daß die Verkürzung, resp. Verlängerung, auf der ganzen Länge der Faser annähernd gleich stark ist, dann ist damit gesagt, daß auch die Querschnittsveränderungen auf der ganzen Länge der Fasern annähernd gleich groß sein müssen. Ferner ist anzunehmen, daß die Dickenzu- oder -abnahme — mag es sich nun um eine Muskelfibrille, eine Muskelfaser oder ein geschlossenes Faserbündel handeln — in allen Durchmessern gleichmäßig erfolgt, so daß man sie im Modellversuch mit einer gleichmäßig quellenden Gelatinesäule vergleichen könnte. Für den ganzen Muskel würde dieser Sachverhalt bedeuten, daß er bei Verkürzung auch in allen Querschnittsrichtungen in gleichem Maße zunehmen müßte. Eine solche Folgerung ist aber, wie wir gleich sehen werden, unmöglich. Man braucht sich nämlich nur, um besonders klare Verhältnisse zu haben, einen Muskelursprung am Knochen vorzustellen. Ohne geeignete innere Struktur müßten die nebeneinander am Knochen befestigten Fasern sich gegenseitig infolge Querschnittszunahme abscheren. Eine Teillösung dieses



Problems fand Strasser<sup>1</sup>, indem er zeigte, wie durch Änderung des sogenannten Ansatzwinkels der Raum für die dicker werdende Faser beschafft wird (s. Abb. 1). Umgekehrt wird bei Dünnerwerden der Faser, sei es nun infolge Dehnung, sei es infolge Atrophie (Benninghoff)<sup>2</sup>, durch die Verkleinerung des Ansatzwinkels der gewebsmäßige Zusammenhang der Muskulatur erhalten. Bei

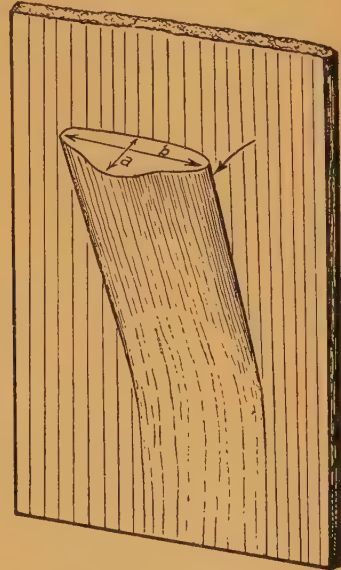


Abb. 1. Schema einer einzelnen Fleischfaser mit ihrem Ursprung von einem Sehnenblatt. Bei Dickenzunahme in Richtung a kann die Faser sich unter Vergrößerung ihres Ansatzwinkels von der Sehnenfläche abbiegen. (Gebogener Pfeil.) Die kleine Sekundärsehne wirkt dabei wie eine Art Gelenk. Die Ausdehnung parallel zur Sehne in Richtung b ist problematisch.

dieser Lösung handelt es sich jedoch nur um die Dickenveränderungen in einer Richtung, nämlich senkrecht zur Ansatzfläche, und es erhebt sich für uns die Frage: „Wie liegen die Dinge in der Ebene parallel zur Ansatz-, resp. Ursprungsfläche?“ Dafür, daß die Dickenzunahme der Fasern in dieser Richtung in einem anderen Maße erfolgen würde, besteht kein einziger Anhalt, weder theoretischer, noch morphologischer, noch experimenteller Art.

Bevor wir jedoch das Objekt nach der Lösung dieses Problems befragen, sei eine kurze Betrachtung über die Größe, in der diese Querschnittsveränderungen liegen, angestellt. Dabei sei vorausgesetzt, daß die Faser sich um die Hälfte ihrer Länge verkürzt. Um

<sup>1</sup> H. Strasser: Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik. Berlin 1908.

<sup>2</sup> A. Benninghoff: Über den Umbau des atrophischen Muskels. Vortrag auf dem Anatomenkongreß 1946 in Bonn.

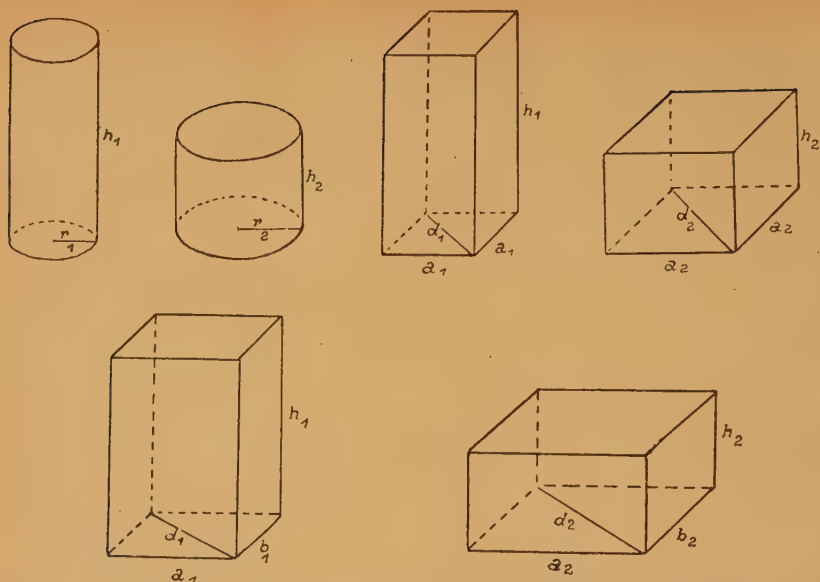


Abb. 2. Drei prismatische Körper mit runder, quadratischer und rechteckiger Grundfläche vor und nach einer Verkürzung um die Hälfte bei gleichbleibendem Inhalt

die Zunahme der Querschnittsfläche (ihre Form sei zunächst außer Betracht gelassen) auszurechnen, haben wir auszugehen von einem prismatischen Körper des Inhalts  $V_1$  (s. Abb. 2). Er soll sich auf  $h_2$ , die Hälfte seiner ursprünglichen Höhe  $h_1$ , verkürzen und dabei gleichen Inhalt bewahren, d. h.  $V_1 = V_2$ . Die Frage lautet jetzt: „Wie verhält sich die Grundfläche  $F_2$  des verkürzten Prismas zur Grundfläche  $F_1$  des unverkürzten Körpers?“

Es gilt

$$V_1 = V_2.$$

Andererseits ist

$$V_1 = F_1 \cdot h_1 \text{ und } V_2 = F_2 \cdot h_2.$$

Berücksichtigt man die Ausgangsbedingung  $h_2 = \frac{h_1}{2}$ , so folgt  $V_2 = F_2 \cdot \frac{h_1}{2}$ . Da nun  $V_2 = V_1 = F_1 h_1$  ist, ergibt sich durch Einsetzen:

$$F_1 h_1 = F_2 \cdot \frac{h_1}{2}$$

oder

$$F_2 = 2 F_1.$$

Die Grundfläche des auf die Hälfte verkürzten Prismas ist also doppelt so groß wie die des unverkürzten.

Im Spezialfalle eines Zylinders vom gegebenen Radius  $r_1$  folgt für den Radius  $r_2$  des auf die Hälfte verkürzten Zylinders:

$$F_1 = \pi r_1^2 \quad \text{und} \quad F_2 = \pi r_2^2.$$

Da aber  $F_2 = 2 F_1$  gilt, folgt

$$\pi r_2^2 = 2 \pi r_1^2,$$

das heißt

$$r_2 = \sqrt{2} r_1 = 1,41 r_1.$$

Dieses Ergebnis besagt: In dem um die Hälfte verkürzten Zylinder nimmt der Radius um das 1,41fache zu.

Für eine quadratische Grundfläche der Kantenlänge  $a$  folgt analog

$$a_2 = \sqrt{2} \cdot a_1.$$

Für eine rechteckige Grundfläche mit den Seitenlängen  $a$  und  $b$  und der Nebenbedingung, daß das Verhältnis der Kanten gleich bleiben soll, folgt

$$a_2 = \sqrt{2} \cdot a_1$$

und

$$b_2 = \sqrt{2} \cdot b_1.$$

Berechnet man das Verhalten der Diagonalen unter den gegebenen Verhältnissen, so folgt durch Einsetzen der eben gewonnenen Beziehungen  $a_2 = \sqrt{2} a_1$  und  $b_2 = \sqrt{2} b_1$  in die Gleichungen

$$d_1^2 = a_1^2 + b_1^2 \quad \text{und} \quad d_2^2 = a_2^2 + b_2^2$$

$$d_2 = \sqrt{2} d_1.$$

Die Diagonale eines Rechtecks nimmt also unter den gegebenen Voraussetzungen auch um  $\sqrt{2}$  zu.

Dieselbe Aussage läßt sich sowohl für die Seitenlänge jeder geometrischen Figur wie auch für jede beliebig in die Grundfläche gelegte Strecke nachweisen, sofern diese Strecke nur ihre relative Lage beibehält. Man kann also sagen, daß bei dem angenommenen Verkürzungsgrad von 2:1 die Muskelfaser in jedem Durchmesser senkrecht zur Achse um  $\sqrt{2}$  oder, ganz grob geschätzt, fast um die Hälfte zunehmen müßte. Das würde bedeuten, daß ein Muskel, wie z. B. der M. infrapinam bei einer Breite von 10,0 cm. die er auch in gedehntem Zustand einnimmt, während der Verkürzung um 4,1 cm breiter werden müßte. Um diese Strecke wäre dann die Scapula zu schmal.

Die genaue Untersuchung der hier vorliegenden morphologischen Verhältnisse führt uns in der vorliegenden Frage weiter. Es ist bekannt, daß die Muskelsubstanz nach Art des Heidenhainschen Schachtelsystems aufgegliedert ist. Eine weitere Gesetzmäßigkeit der Formen ist nicht bekannt, obwohl sie nicht schwer aufzudecken wäre. Fast immer haben die Muskelfaserbündel, im Folgenden „Fleischfaser“<sup>1</sup> genannt, zumindest an ihrem



Abb. 3. Durchschnitt durch den Musculus tibialis anterior. Links unten die Tibia, zu der die Fleischfaserlamellen parallel gestellt sind, sich aber nach der im Muskel gelegenen Sehne zu allmählich neu ausrichten

Ursprung eine längliche Querschnittsform, wobei auffällt, daß die Ecken meist keilförmig zugespitzt zu sein pflegen (s. Abb. 3). Dieser Befund ist von großer funktioneller Bedeutung. Analysiert man nämlich das Verhalten einer derartigen Aufgliederung bei der Dickenzunahme, so ergibt sich, daß der keilförmige Querschnitt der einzelnen Fleischfasern ein Ineinanderschieben der einzelnen Fleischfasern zuläßt, wenn sie an einem seitlichen Ausweichen verhindert sind, und das ist ja nach dem, was hier besprochen wurde, zumindest an knöchernen Ursprüngen der Fall. Das be-

<sup>1</sup> Der Begriff Fleischfaser deckt sich teilweise mit dem eines Myons. S. Fritz Körner. Das Myon, das konstruktive Bauelement des Muskels. Z. Anat. u. Entw.gesch. 109 (1939).



deutet, daß ein beliebig herausgenommenes Muskelstück sich nicht um  $\sqrt{2}$  verbreitern muß, sondern wie der im Schema der Abb. 4 dargestellte Fall zeigt, um einen geringeren Betrag. Denn die Mittelpunkte der Fleischfasern können sich nur senkrecht von der Sehnenfläche wegbewegen (s. Abb. 1). Bewegungen parallel zur Sehne würden sich addieren und zu Abscherungen führen. Allerdings muß dann der Durchmesser senkrecht zum Knochen um

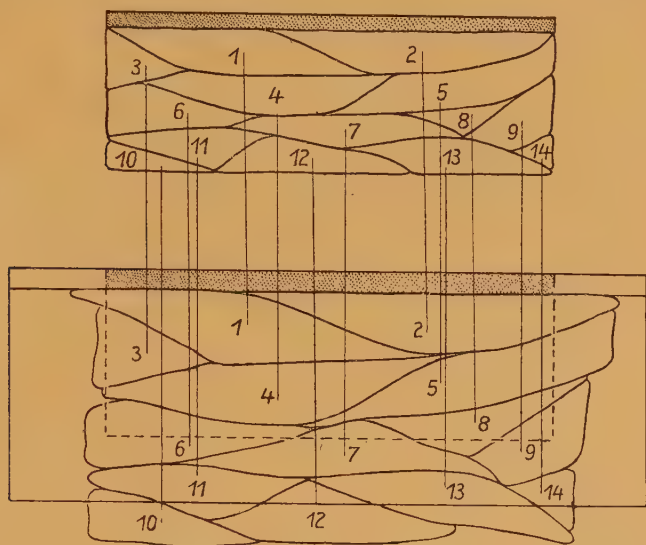


Abb. 4. Schematische Darstellung der Fleischfasern bei gedehntem (oben) und kontrahiertem Zustand (unten). Die Struktur ist dem Querschnitt durch den Musculus tibialis anterior entnommen. Durch Ineinanderschieben der zugeschärften Faserkanten ist die Ausdehnung in der Breite, d. h. parallel zur Sehne, geringer, als bei gleichmäßiger Dickenzunahme des ganzen Muskelfeldes zu erwarten wäre. (Seitliche Kontur des rechteckigen Feldes der unteren Abb.) Senkrecht zur Sehne dagegen ist die Ausdehnung stärker geworden. Die Fleischfasermittelpunkte haben sich senkrecht von der Sehne wegbewegt

mehr als  $\sqrt{2}$  zunehmen, damit der Flächeninhalt des neuen Rechtecks gleichbleibt.

Wenn wir uns nach dem funktionellen Sinn dieser Aufteilung fragen, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß diese kleinen Einheiten sich folgerichtig in demselben relativen Maße verkürzen und verdicken wie der ganze Muskel, und zwar gleichmäßig von dem Mittelpunkt der Querschnittsfläche aus nach allen Richtungen. Dabei werden natürlich die Fasern der kleinen Sekundärsehnen (Abb. 1) etwas gespreizt. Da aber die sich ausdehnende Einheit im Verhältnis zum ganzen Muskel nur klein ist, wird der Betrag, um

den sie bei Kontraktion an Querschnitt zunimmt, auch nur klein sein. Also bleibt auch die Spreizung der Sehne relativ gering. Sie ist um so größer, je größer der Durchmesser der jeweils diskutierten Einheit ist.

Überträgt man nun diese Vorgänge auf eine kleinere Dimension, nämlich auf die einzelnen Muskelfasern, so bestehen hier natürlich wieder starke Abhängigkeiten von der Form. Wenn die Muskelfasern (das vom Sarkolemm umhüllte Zellaequivalent) Keilform



Abb. 5. Querschnitt durch ein Stück des *Musculus semitendineus*. Die dargestellten Muskelfasern zeigen an den zugeschärften Enden der Faserbündelquerschnitte Keilform und sind hier größer als der Durchschnitt. Sie sind durch stärkere Umrandung und durch Schraffur hervorgehoben

haben, dann werden sie sich natürlich auch funktionell in derselben Weise verhalten, wie die keilförmigen Fleischfasern.

Zur Klärung dieser Frage wurde eine Fleischfaser aus dem *Musculus semitendineus* herangezogen, wobei sich ergab, daß die Konturen der Fasern an der Oberfläche im allgemeinen so lagen, daß sie senkrecht aufeinander standen. Sie verkeilen sich demzufolge bei der Querschnittszunahme nicht ineinander. Die Eckfasern hingegen zeigten immer eine zugeschärfte Kante, die in ihrer Lage der Gesamtform der Fleischfaser entsprach (Abb. 5). Zudem wiesen diese Eckfasern ein besonders starkes Kaliber und eine größere Länge als die meisten anderen Fasern auf.

Aus dem bisher Behandelten folgt also, daß eine Gesetzmäßigkeit für die Form der Fleischfaserbündel besteht. Sie sind im Querschnitt länglich und an den Schmalseiten zugeschärft. Die Längsachse der Querschnittsfläche steht parallel zur Ursprungs- oder Ansatzfläche. Diese Beziehung gilt für knöcherne Anheftungsflächen, aber auch für Sehnen. Bei diesen finden wir nun die häu-

fige Erscheinung, daß einer solchen Fläche eine Art Sehnnenseptum meist senkrecht aufgesetzt ist (Abb. 6). Wie verhält sich in diesem Falle die Fleischfaserform? Nun, genau so, wie es der aufgestellten Gesetzmäßigkeit nach zu erwarten ist. Immer richten sich die langen Begrenzungsflächen der Fleischfasern nach den Sehnenflächen aus, so daß ein ganz typisches Bild zustande kommt. An makroskopischen Schnittserien durch einen Muskel kann man



Abb. 6. Zwei Querschnitte durch den Musculus semitendineus. Auf Schnitt a erkennt man, daß die Hauptverschiebespalten annähernd parallel zur Zwischensehne liegen. In der oberen Ecke zeigt sich die auf Schnitt b erscheinende, in die Muskelsubstanz hineingeschobene Sehne schon deutlich in der Anordnung der Verschiebespalten an

schon auf Grund der Fleischfaserformen ein erst später unten in der Serie auftauchendes derartiges Septum voraussagen (Abb. 6).

Nun liegen aber die Ursprungs- und Ansatzsehnen nicht immer parallel zueinander, sondern es gibt Fälle, wo sie auf Grund der am Bewegungsapparat oder in ihrem inneren Aufbau gegebenen Verhältnisse sich in senkrecht zueinanderliegenden Ebenen befinden, wie z. B. am *M. flexor dig. brev.* Hier liegt die Ursprungsebene parallel zur Hohlhandfläche, während die Ansatzsehne entsprechend der Lage der seitlichen Fingerfläche senkrecht dazu steht. Deshalb können auch die großen Begrenzungsflächen der Fleischfasern nicht in der einen oder anderen Ebene verharren, sondern sie müssen mit den entsprechenden Flächen von der einen in die andere Ebene hinüberwandern. Mit anderen Worten: Die Fleisch-

fasern müssen sich drehen. Das trifft in der Tat auch zu<sup>1</sup> (Abb. 7)<sup>2</sup>, und zwar nicht nur unter Bedingungen, wie sie im vorliegenden Fall vom Skelettsystem her gegeben sind, sondern häufig auch schon auf Grund des inneren Aufbaus eines Muskels wie z. B. am *M. rectus femoris*.

Es liegt nun klar auf der Hand, daß Fasern, die eine solche Drehung aufweisen, schon bei isometrischer Kontraktion einen stärkeren Querdruck entwickeln müssen als Bündel mit paralleler Anordnung ihrer Fasern. Daraus ergibt sich die Frage bei Fleischfasern dieser Art: Liegt vielleicht eine besondere Bauweise vor, die die Größe des Querdrucks herabsetzt? Zur Prüfung dieses Problems wurde eine derartig „gedrehte“ Faser von ca. 4 cm Länge in Paraffin eingebettet und in Serienschnitte von 20  $\mu$  zerlegt. Nach Färbung mit Hämatoxylin Chromotrop diente eine Photographie jeden 24. resp. 28. Schnittes, sowie eine Zeichnung jeden 6. bzw. 7. Schnittes als Unterlage für die serienmäßige Registrierung eines Bündels von durchschnittlich 30 Fasern. Die einzelnen Muskelfasern wurden durch Nummern auf den Zeichnungen festgelegt und Schnitt für Schnitt durchverfolgt. Dabei ergab sich, daß die einzelnen Fasern überraschend kurz sind<sup>3</sup>. Das auf diese Weise genau untersuchte Bündel von 37,2 mm Gesamtlänge war aus Fasern zusammengesetzt, die eine Durchschnittslänge von nur 2,78 mm aufwiesen. Die längste Faser hatte eine Ausdehnung von 10,96 mm, die kürzeste von 0,14 mm. Es gab also keine von einer Sehne zur anderen durchgehende Faser. Alle waren sie bindegewebig unterbrochen, und zwar im Durchschnitt 9mal. Das Bündel, das durchschnittlich auf einem Querschnitt 30 Fasern aufwies, war insgesamt aus 335 Fasern zusammengesetzt. Ein Bild von der Verteilung der Fasern gibt das Schema Abb. 8. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß alle 37 dargestellten Reihen hintereinander-

<sup>1</sup> Sepp Dortenmann: Über den inneren Aufbau des *M. cricoarytaenoideus dorsalis*. Diss. Tübingen 1948. — Otto Merkel: Untersuchungen über den *M. flexor dig. V. brevis*. Diss. Tübingen 1950.

<sup>2</sup> Die Befunde aus dem histologisch untersuchten Bündel des *M. flexor dig. V. brevis* stammen aus: Friedel Sailer: Die Länge der Muskelfasern in einem Bündel des *M. flexor dig. V. brevis*, sowie Beobachtungen über deren Anordnung und Gestalt. Diss. Tübingen 1950.

<sup>3</sup> Die Tatsache, daß Fasern im Muskel enden können, ist bekannt. (Z. B. v. Bardeen, Bisiadecki, Ditlevsen, Häggquist, Herzig, Kölliker, Lindhard, E. H. Weber.) Neu ist, daß sie es in einem solchen Ausmaß tun können.



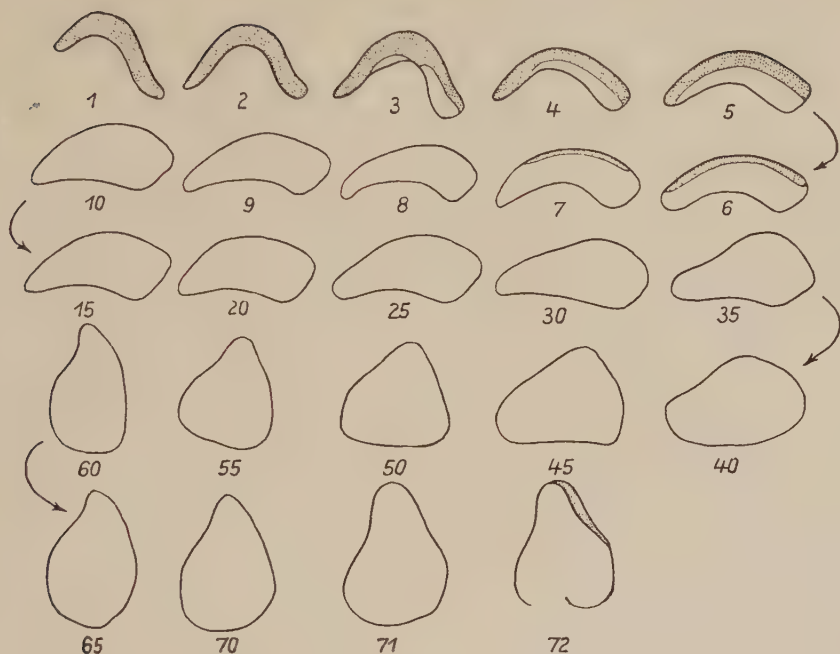


Abb. 7a. Umriss einer Schnittserie durch ein größeres Faserbündel aus dem Musculus flexor dig. V. brevis von ca. 4 cm Länge mit etwa 1100 Muskelfasern. Die anfangs von rechts nach links weisende Längsachse zeigt zum Schluß als Ausdruck einer „Drehung“ von unten nach oben

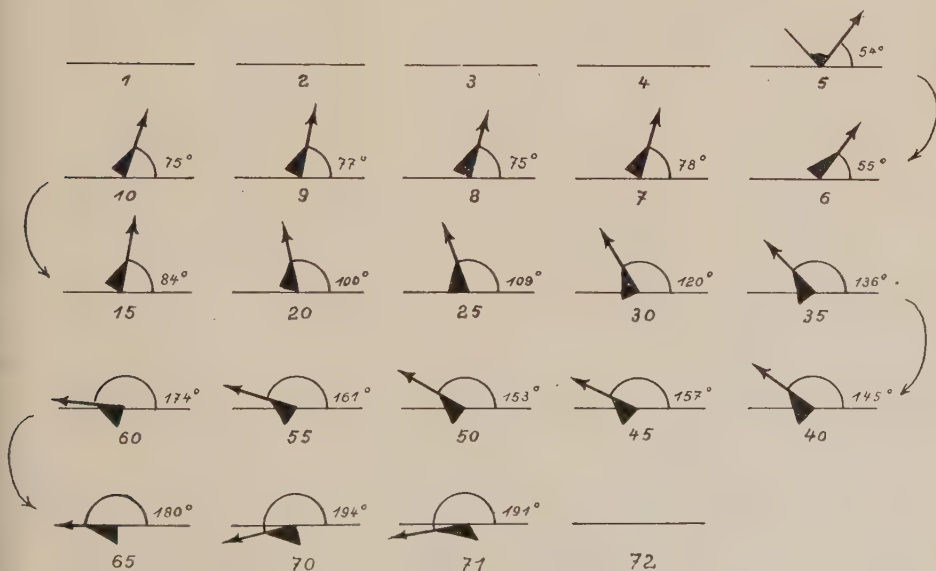


Abb. 7b. Das Verhalten einer kleineren Einheit mit ca. 25 Fasern aus dem Bündel der Abb. 7a. Die Seriennummern entsprechen einander.

Faserlängenverteilung in einem Bündel des M. Flexor dig. V. br.  
30 Säulen 335 Fasern

Schnitt No.:

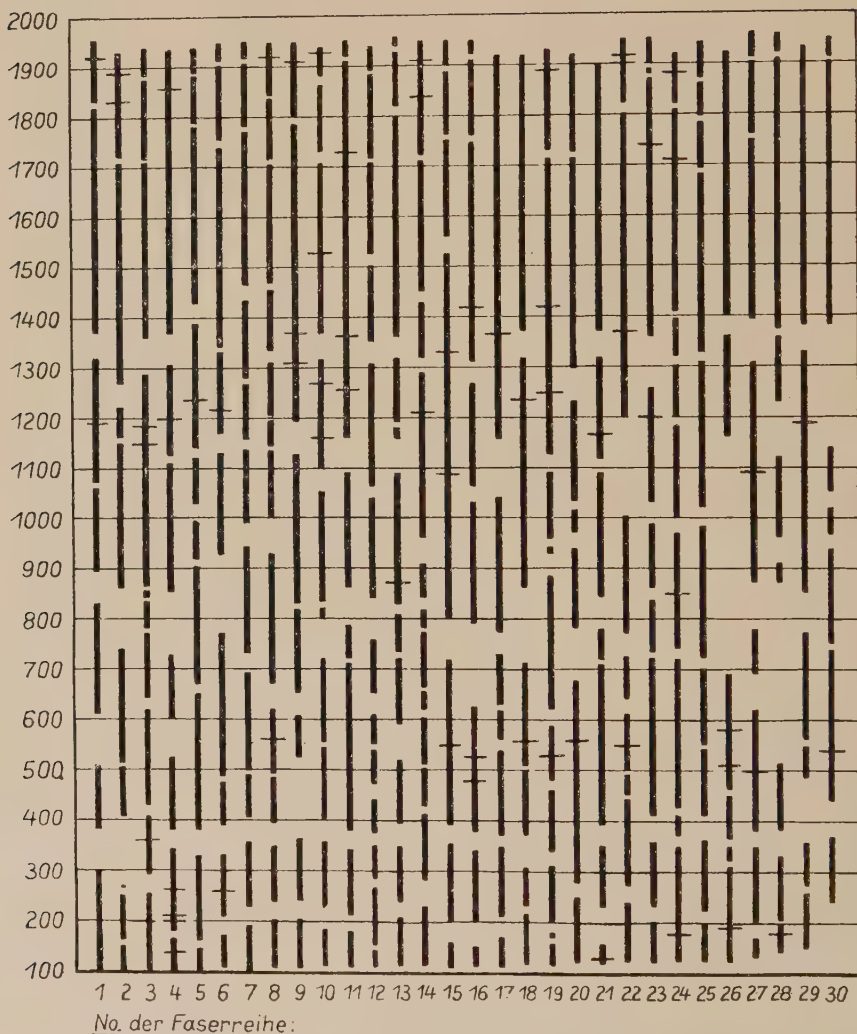


Abb. 8. Schematische Darstellung der Faserlängen des auf Abb. 7 skizzierten Faserbündels. Man erkennt die Ausdehnung und Lage der Unterbrechungen sowie die Verteilung der einzelnen Längen. Die Nummerierung erfolgte willkürlich

stehender Fasern nicht auf jedem Querschnitt vertreten sind, sondern daß anstatt der Fasern auch bindegewebige Unterbrechungen getroffen sein können.

Fragen wir uns jetzt nach der Bedeutung dieses Befundes, so

gibt er uns zunächst eine Erklärung für die Art und Weise, durch die im vorliegenden Fall die gedrehte Form der Fleischfaser zustande kommt. Infolge der stetigen Absetzung der Fasern ist nämlich die Möglichkeit gegeben, daß die „gedrehte“ Form durch seitliche Versetzung des jeweils neuen Faserendes erklärt werden kann. Darüber hinaus läßt der Befund aber auch noch einige Rückschlüsse mehr allgemeiner Natur aus dem Gebiet der inneren Mechanik der Muskulatur zu. Dadurch, daß nämlich die Formänderung nicht einfach durch Verdrehung durchlaufender Fasern, sondern durch wiederholtes Aufhören und Neubeginnen von Muskelfasern vor sich geht, ist das Auftreten eines starken Dralls bei solchen Fasern vermieden. Dieser Drall wird außerdem noch vermindert resp. abgefangen durch eine ganze Reihe von Muskelfasern, welche, ihr Stammbündel schräg verlassend, in ein Nachbarbündel hinüberwechseln. Solche schräg anastomosierenden Verbindungen sind aber außerdem auch noch durch das Bindegewebe gegeben. In diesem Zusammenhang muß man sich nun darüber klar sein, daß das intramuskuläre Bindegewebe bei einem Muskel vorliegender Bauweise eine viel stärkere Beanspruchung erfährt, als man allgemein hin annimmt. Wenn jede Faserreihe durchschnittlich 9mal unterbrochen ist, so muß innerhalb des Muskels auch 9mal eine „Sehne“ vorhanden sein, die denselben Zug abfangen kann, wie die äußerlich sichtbare Sehne an beiden Enden des Muskels. Der Befund läßt also klar werden, in welchem Maße das Perimysium internum beim vorliegenden Fall als feindisperse Zwischensehne fungiert, eine Tatsache, die praktisch nicht ganz belanglos ist, wenn man an eine Erkrankung wie den Muskelrheumatismus denkt.

Um zu prüfen, ob die Schwankungen der Faserzahl sich nur bei kleinen Einheiten der Fleischfasern bemerkbar machen, bei größeren hingegen durch wechselndes Verhalten der kleineren Bündel ausgeglichen werden, wurden aus einem größeren Bündel des *M. flexor dig. V. brevis* die Fasern auf verschiedenen Querschnittshöhen gezählt. Die gewonnenen Zahlen lauteten: 905, 1143, 980, 1017, 1252, 1422, 1334. Die Schwankungsbreite der Faserzahl zeigt, daß der Befund an einem Bündel von nur wenigen Fasern auch für Bündel höherer Größenordnung gelten kann.

Wenn sich nun ergeben hat, daß ein besonderer Mechanismus für die Entfaltung des Muskels auch in paralleler Richtung zur Sehne besteht, so ist damit noch nicht gesagt, daß in der Lösung

alle Möglichkeiten erschöpft sein müssen. Und es fragt sich in diesem Zusammenhang, ob nicht eine flächenhafte Sehne wenigstens bis zu einem gewissen Grade gespreizt und dadurch breiter werden kann. Zur Prüfung dieser Möglichkeit wurden die Inscriptioes tendineae eines rechten und eines linken M. semitendineus derselben Leiche untersucht<sup>1</sup>. Das eine Kniegelenk war noch lebendwarm vor der Fixierung in Beugstellung gebracht, das andere in Streckstellung belassen worden. Beide Hüftgelenke

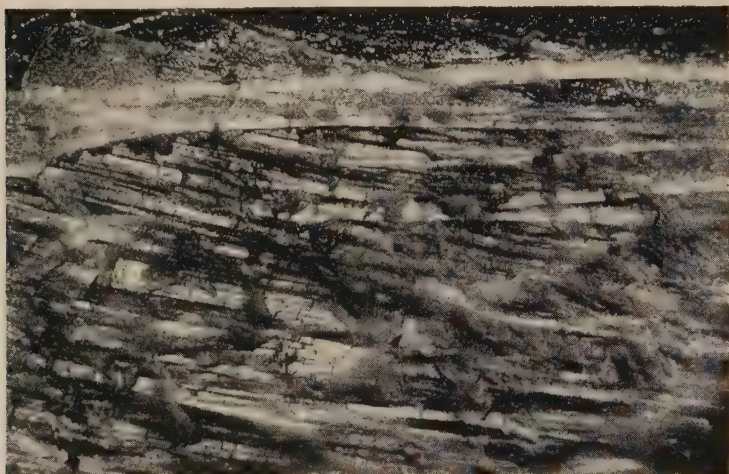


Abb. 9. Spitzwinklig verflochtene Sehnenfasern aus der Inscriptio tendinea des Musculus semitendineus.

waren gestreckt. Die Querstreifungshöhenmessung ergab durchschnittlich für den gedehnten Muskel  $3,1 \mu$  gegenüber  $2,08 \mu$  für die kontrahierte Seite. Daraus folgt<sup>2</sup> für den Muskel des gestreckten Beines eine Verkürzung von nur 14 %, während der andere Muskel eine Verkürzung von 41 % aufwies. Beide Muskeln hatten gleiches Volumen. Die durchschnittliche Breite der Inscriptioes tendineae betrug auf der gedehnten Seite 3,0 cm gegen 3,4 cm am kontrahierten Muskel. Aus dieser Breitenzunahme darf man auf gewisse Spreizung auch eines größeren Sehnenblattes schließen. Der Zu-

<sup>1</sup> Alle Befunde aus dem M. semitendineus entstammen der Arbeit: Ursula Kiliani: Der innere Aufbau des M. semitendineus und seine kontraktionsbedingte Formveränderung. Diss. Tübingen 1950.

<sup>2</sup> Christel Jerusalem: Untersuchungen über die Querstreifungshöhe der Wirbeltiermuskulatur. Diss. Tübingen 1950.



sammenhalt der Sehnenfasern ist dabei im vorliegenden Fall gegen zu starkes Auseinanderweichen durch spitzwinklige Verflechtung garantiert (s. Abb. 9).

An demselben Muskelpreparat ließ sich noch eine andere Art der Raumschaffung für die bei der Kontraktion auftretende Verdickung beobachten. Sie besteht darin, daß sich das beim gedehnten Muskel stärker über die Fläche gebogene Sehnenblatt bei der Kon-

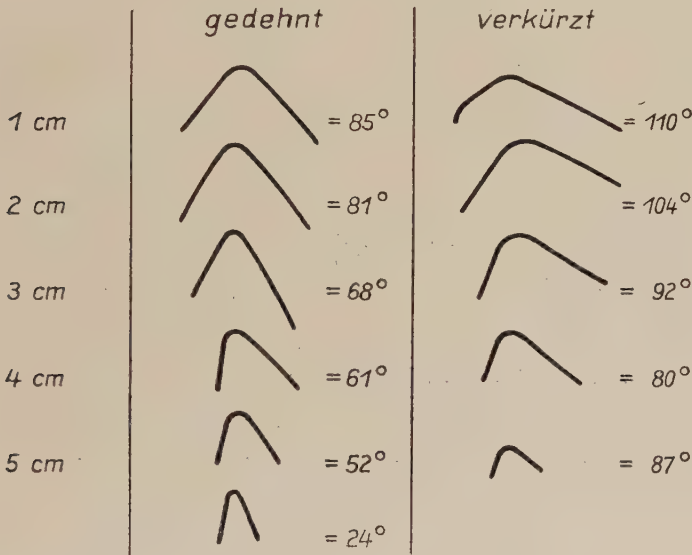


Abb. 10. Schnittserien durch die Inscriptio tendinea eines gestreckten (links) und eines verkürzten (rechts) Musculus semitendineus. Der kontrahierte Muskel hat die vorher stärker geknickte Fläche aufgebogen

traktion aufbiegt. Abb. 10 zeigt die Verhältnisse für den gedehnten und kontrahierten Zustand an einem Querschnitt durch die Inscriptio tendineae des schon eben angeführten M. semitendineus. Allerdings muß in einem solchen Fall die auf der Konvexität des Sehnenblattes befindliche Muskulatur zusammengedrängt werden.

Rückblickend ergibt sich, daß das Problem der Raumschaffung für die kontraktionsbedingte Dickenzunahme des Muskels durch den schrägen Ansatz resp. Ursprung allein noch nicht ganz gelöst ist. Diese Anordnung kann nur Raum schaffen für die Ausdehnung senkrecht zur Sehne. In der anderen Richtung, nämlich parallel zur Sehne, ist das Problem, abgesehen von sonstigen Möglichkeiten, in der Weise gelöst, daß die Teileinheiten der Muskulatur

längliche Querschnitte mit der Breitseite zur Sehnenfläche hin haben und sich bei der Querschnittszunahme keilförmig ineinanderschieben. Damit hat die Aufgliederung der Muskulatur eine weitere Deutung erfahren. Dieselbe Struktur, die nach der Heidenhainschen Auffassung histogenetisch als Schachtelsystem entsteht, offenbart sich zugleich als funktionelles System im Sinne Benninghoffs.

## Zur Entfaltung des Skelettmuskels

### Zusammenfassung

Der bislang unbekannte Entfaltungsmechanismus des dicker werdenden Muskels in Richtung parallel zur Sehne läßt sich aus der Querschnittsform seiner Teileinheiten (Fleischfasern) erklären. Damit stehen die Fleischfasern auch ihrer Querschnittsform nach in Abhängigkeit von der Sehnenanordnung und müssen aus diesem Grunde manchmal um die Längenchse gedreht sein. Bei einem derartigen Fall betrug die durchschnittliche Länge der einzelnen Muskelfasern <sup>1</sup> weniger als ein Zehntel der gesamten Fleischfasenlänge. Das Perimysium internum muß hier die Rolle einer dispersen Zwischensehne übernehmen, die um ein Vielfaches größer als die beiden Endsehnen ist.

<sup>1</sup> Muskelfaser gleich dem von Sarkolemm umgebenen Zellaquivalent.

## К вопросу о расправлении скелетной мышцы

### Краткое содержание

До сих пор незнакомый механизм расправления скелетной мышцы в направлении параллельно сухожилию объясняется при рассматривании формы разреза его составных частей (мышечных волокон). Таким образом, мышечные волокна, и в отношении их формы разреза, находятся в зависимости от расположения сухожилия и, по этой причине, они иногда должны вращаться вокруг своей продольной оси. В одном таком случае средняя длина отдельных волокон <sup>1</sup> составляла меньше одной десятой длины всего мышечного волокна. В этом случае Perimysium internum играет роль дисперсной сухожильной прослойки, которая в несколько раз длиннее чем оба концевые сухожилия.

<sup>1</sup> Под волоконцем подразумевается клеточный эквивалент, окруженный сарколеммой.

## Expansion of Skeletal Muscle

### Summary

The hitherto unknown mechanism of expansion of the thickening muscle in the direction parallel to its tendon may be explained by the examination of the cross-section of its units (muscular fibres). According to this fact, the shape of the cross-section of the muscular fibres depends upon the arrangement of the tendon and, therefore, they, sometimes, must be twisted round their long axis. In a pertinent case the medium length of a single muscular fibril<sup>1)</sup> was less than a tenth of the length of the whole fibre. The perimysium internum must take here the rôle of a disperse intermediate sinew, its length surpassing by much the length of both the end tendons.

<sup>1</sup> By muscular fibril the author means the cell-equivalent, coated by the sarcolemma.

## Sur le dépliement du muscle strié

### Résumé

Le mécanisme du dépliement du muscle s'épaississant dans la direction parallèle au tendon, mécanisme que l'on a ignoré jusqu'à présent, s'explique par la forme que ses unités partielles (fibres musculaires) présentent en section transversale. Il en ressort que les fibres musculaires dépendent de la disposition des tendons, même par rapport à la forme présentée en section transversale, et, en conséquence, qu'elles doivent avoir été tournées quelquefois sur l'axe longitudinal. Dans un cas de ce genre, la longueur moyenne de la fibre musculaire isolée — c.-à.-d. l'équivalent cellulaire entouré de sarcolemme — était inférieure à un dixième de la longueur totale des fibres musculaires. Le Perimysium internum doit dans ce cas se charger du rôle d'un tendon intermédiaire dispersé dont le volume est d'un multiple supérieur à celui des deux tendons terminaux.

*Aus dem Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu Hannover  
Direktor: Prof. Dr. R. Nickel*

## Blutgefäße und Zirkulationsverhältnisse im Zehenendorgan des Pferdes

*Herrn Professor Bennighoff zu seinem 60. Geburtstag gewidmet*

Von

August Schummer

Mit 37 Abbildungen im Text

### Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung . . . . .	569
II. Injektionsverfahren mit Plastoid . . . . .	570
III. Materialbearbeitung . . . . .	571
IV. Die gröberen Blutgefäße des Hufes und ihre Topographie .	573
A. Arteriensystem des Hufes . . . . .	573
B. Venensystem des Hufes . . . . .	579
V. Die feineren Blutgefäße des Hufes und ihre Topographie .	587
A. Arteriensystem des Hufes . . . . .	588
B. Venensystem des Hufes . . . . .	595
C. Gefäßsystem des Huf- und Strahlbeines . . . . .	598
VI. Besondere Einrichtungen und Feinbau der Blutgefäße des Hufes . . . . .	603
A. Zur Frage der Klappen in den Venen des Hufes . . .	604
B. Drosselvenen . . . . .	611
C. Feinbau der Blutgefäße . . . . .	614
D. Gefäßkurzschlüsse am Zehenendorgan . . . . .	619
VII. Die Vaskularisation der äußeren Haut im Vergleich zur Hufhaut . . . . .	631
VIII. Die Blutgefäßverhältnisse des Zehenendorgans nach funk- tionellen Gesichtspunkten . . . . .	633
IX. Ergebnisse der Untersuchungen . . . . .	642
X. Schrifttum . . . . .	648



## I. Einleitung

Das Zehenendorgan, der Huf des Pferdes, birgt in Bau und Funktion eine Reihe von Problemen, deren Lösung dem Morphologen zu weiteren Untersuchungen Veranlassung gibt. Solche Bemühungen sind um so wichtiger, als mit der Klarlegung neuer morphologischer Tatsachen jeweils auch ein Beitrag für die Erkenntnis normalen und krankhaften Geschehens an diesem in mehrfacher Hinsicht hochspezialisierten Organ geliefert wird. In den sehr zahlreichen, häufig zweckbestimmten Arbeiten über das Zehenendorgan des Pferdes wurde seine Blutgefäßversorgung verhältnismäßig selten abgehandelt. Man war in Fragen der Blutgefäße des Hufes mit Ausnahme der Mitteilungen von Storch im wesentlichen auf kurze Angaben von Mobilio, Zimmermann, Thoms, Bruhnke, Findeisen sowie auf solche in den Hand- und Lehrbüchern der Veterinäranatomie und des Hufbeschlages angewiesen. In neuerer Zeit hat Krüger sich ausführlicher mit dem makroskopisch-präparatorisch darstellbaren Teil des Gefäßsystems des Hufes befaßt. Er hat dabei auch das bis dahin vorliegende Schrifttum zusammengetragen und kritisch ausgewertet, so daß sich eine erneute Zusammenstellung dieser Literatur erübrigt.

Die nach den überlieferten Injektionsverfahren makroskopisch-präparatorisch nicht mehr darstellbaren Abschnitte des Gefäßsystems des Hufes werden im Schrifttum nur als Nebenfunde kurz erwähnt. Wenn schon bei Anwendung der bisher üblichen Untersuchungsmethoden selbst die grobmakroskopische Darstellung der Gefäße erhebliche Schwierigkeiten bereitet und bei diesem in mehrfacher Hinsicht schwierigen Untersuchungsobjekt trotz aller Bemühungen nicht immer den erwarteten Erfolg brachte, so ist es weiter nicht verwunderlich, daß bisher die Untersuchung der Mikroarchitektur des Gefäßsystems des Hufes fast ganz unterblieb. Gerade diese Gefäßabschnitte sind es aber, deren Erforschung zugleich wichtige Einblicke in die Funktion der Teile und des ganzen Organes eröffnen.

Damit wäre die Zielsetzung vorliegender Arbeit folgendermaßen zu umreißen:

Es soll eine möglichst erschöpfende Darstellung des Gefäßsystems des Zehenendorgans gegeben werden. Mit der Klarlegung der morphologischen Verhältnisse, also des Gefäßverlaufes, der

Art ihres Einbaues in das Organ und den baulichen Eigentümlichkeiten der Gefäße selbst soll zugleich der Versuch einer Klärung des Blutumlaufes im Zehenendorgan gemacht werden.

## II. Injektionsverfahren mit Plastoid

Bei der Erforschung des Gefäßsystems des Hufes in seinem mikroskopisch-makroskopischen Verhalten ist mir mein vor längeren Jahren ausgearbeitetes Verfahren zur Darstellung von Gefäßen nach der Korrosionsmethode wertvolle Hilfe gewesen; es hat diese Arbeitsmethode die hier erzielten Ergebnisse überhaupt erst möglich gemacht. Seit seiner Veröffentlichung hat sich das Verfahren bei zahlreichen Untersuchungen über Gefäße gut bewährt und hat unter anderen durch Spanner, dem meisterhaften Beherrscher aller zur Darstellung von Blutgefäßen üblichen Techniken, positive Beurteilung gefunden. Nachdem ich das Plastoidverfahren an anderer Stelle ausführlich dargestellt habe, sei es hier nur kurz geschildert.

Da den bisherigen Injektionsverfahren erhebliche Mängel anhafteten, mußte ich, um diese auszuschalten, einen ganz neuen Weg einschlagen. Es kam mir vor allem darauf an, ein Mittel zu finden, das die zu untersuchenden Gefäße in allen Einzelheiten zur Darstellung bringt. Das von mir zu diesem Zweck in die Korrosionstechnik eingeführte Plastoid zeigte sich diesen Anforderungen in hohem Maße gewachsen. — Das Plastoid ist ein polymerisierbarer Kunststoff, der in monomerem Zustand dünnflüssig ist und nach Zusatz eines Katalysators durch Erwärmung im Ölbad auf 110—120° C in zähflüssige Form übergeführt werden kann. Ist die gewünschte Konsistenz erreicht, dann wird die Polymerisation durch rasches Abkühlen zunächst unterbrochen. Diese in diesem Zustand lang haltbare Injektionsmasse wird nunmehr, nachdem sie vorher schon nach Wunsch eingefärbt wurde, ohne jede weitere Vorbereitung des Organes in üblicher Weise in die Gefäße injiziert. Nach Abschluß der Injektion wird die Erhärtung der Injektionsmasse in den injizierten Gefäßen vorgenommen. Zu diesem Zweck legt man die Präparate in ein 1—2%iges Formolbad und erwärmt im Thermostaten auf 40—45° C. Dieser Prozeß dauert je nach Art des Organs und der verwendeten Menge Plastoid zwei bis drei Tage. Im Anschluß an die Verfestigung der Injektionsmasse werden die Organe der Korrosion unterworfen. Das hierzu bestgeeignete Mittel ist 25%ige Kalilauge, die die Organe sehr rasch zur Korrosion bringt. Besteht das Organ aus Weichteilen und Knochen, werden zuerst die Weichteile mit Kalilauge entfernt und nach kurzem Wässern in konz. Salzsäure auch die Knochensubstanz zerstört. Als Erfolg dieser Arbeit erhält man den vollkommenen, alle Einzelheiten des Innenreliefs der Gefäße wiedergebenden Ausguß der injizierten Arterien oder Venen. Dabei wird bei gelungener Injektion auch die Form des Organes selbst durch das dichte Gefüge seiner injizierten Gefäße naturgetreu wiedergegeben. Infolge der außerordentlichen Gleitfähigkeit des Plastoids hat man es in der Hand, damit Gefäßinjektionen von einer solchen Vollkommenheit zu

erzielen, wie dies in der Korrosionstechnik bisher nicht möglich war. Dabei dauert die Prozedur von der Injektion ab bis zum Vorliegen der fertigen Korrosion auch bei ganz schwierigen Objekten nur einige Tage.

### III. Materialbearbeitung

Unter Anwendung meines Plastoidverfahrens habe ich 35 normale Hufe von Pferden verschiedenen Alters und verschiedener Rasse injiziert. Es handelte sich um 20 Vorder- und 15 Hinterhufe. Die Präparate wurden bei intakter Haut in Höhe des Karpus bzw. Tarsus abgesetzt. Es wurden sowohl ganz frische als auch solche Präparate injiziert, die einige Tage im Kühlschrank gelegen hatten. Bei Veneninjektionen gaben letztere die besseren Resultate. Die Injektion wurde ohne vorherige Durchspülung der Gefäße zunächst einseitig in die Zehenseitenarterie oder die Zehenseitenvene in Höhe des Fesselgelenkes vorgenommen. Durch Eröffnen des entsprechenden Gefäßes der anderen Seite wurde dem noch in den Gefäßen befindlichen Blut Gelegenheit gegeben, abzufließen. Trat nach einiger Zeit auch Plastoid aus, dann wurde das eröffnete Gefäß entweder unterbunden oder es wurde nach Einbringen der Kanüle von hier aus weiter injiziert, um so die zu füllenden Gefäße unter den gewünschten Druck zu setzen. Eine reine Arterieninjektion zu erzielen, ist nicht ganz einfach, weil schon bei mäßigem Injektionsdruck mit der Füllung der Arterien zugleich auch eine m. o. w. vollkommene Injektion der Venen zustandekommt. Hierüber wird später noch ausführlich zu berichten sein. Die Injektion der Venen erfolgt ohne jede besondere Vorbereitung des Präparates in der gleichen Weise wie die der Arterien. Die Venen werden von der Zehenseitenvene aus in Höhe des Fesselgelenkes ebenfalls in zentrifugaler Richtung injiziert. Es gelingt dies bei länger anhaltendem gleichmäßigen Injektionsdruck genau so vollkommen wie bei den Arterien. Hier jedoch habe ich das rückläufige Übertreten der Injektionsmasse aus den Venen in die Arterien nicht beobachtet. Bei der Injektion sowohl der Venen als auch der Arterien ist der Stumpf des in Karpus- bzw. Tarsushöhe abgesetzten Fußes auf das Ausfließen von Injektionsmasse zu überwachen. Am besten schützt man sich vor solchen Zwischenfällen, indem man den Fuß oberhalb der Injektionsstelle mit einer derben Schnur in toto gehörig abbindet. Nach Beendigung der Injektion wird das völlig intakte Organ zur Verfestigung des Plastoids in das Wasserbad gebracht, und im Anschluß hieran die Zehe etwas proximal vom Fesselgelenk abgesetzt. Um die im Binnenraum des Organes liegenden Gefäße sichtbar zu machen, habe ich den Huf durch Medianschnitt in zwei Hälften zerlegt und ihn dann erst der Korrosion unterworfen. Die Korrosion vollzog sich innerhalb etwa 48 Stunden, was bei den so widerstandsfähigen Geweben dieses Organes — man denke nur an den mächtigen Hornschuh — als außerordentlich rasch zu bezeichnen ist. Wenn bei der Injektion eine vollständige Füllung der Gefäße angestrebt wird, erhält man nach gelungenem Vorhaben ein Korrosionspräparat

der Arterien oder Venen des Hufes, das bei gleichzeitig vollkommener Füllung auch sämtlicher Kapillaren alle Segmente der Hufhaut mit dem charakteristischen Oberflächenrelief ihres Koriums bis in alle Einzelheiten genau erkennen läßt; so außerordentlich dicht stehen die formgetreu dargestellten Gefäße. Da Gefäße von solcher Feinheit in ihrem Verhalten makroskopisch nicht mehr analysierbar sind, bedient man sich bei ihrer Untersuchung am besten eines Stereomikroskopes und kann dann immer wieder die Fülle und den Formenreichtum, aber auch die Exaktheit ihrer Darstellung erkennen. Um sich den gewünschten Ein- und Überblick in das dichte und feine Gefüge der Gefäße am Korrosionspräparat zu verschaffen, um namentlich auch die Herkunft bestimmter feinsten Gefäßzweige zu ermitteln, kann man unter der Präparierlupe solche Gefäße mikro-präparatorisch isolieren und sie so auch für die zeichnerische oder photographische Wiedergabe zugänglich machen. Bei diesen Arbeiten haben sich zu feinsten Nadeln und Häkchen ausgezogene Glasstäbe, wie sie auch am Mikromanipulator verwendet werden, bestens bewährt. So gelingt es, in dem zunächst völlig unübersichtlich erscheinenden Labyrinth von Blutgefäßen Ordnung und System zu erkennen.

Es liegt im Wesen der Gefäßkorrosion, daß man sich bei ihrer Ausdeutung auch auf die Kenntnis der Makro- und Mikroarchitektur des zu untersuchenden Organes stützen muß. Aus diesem Grunde, aber auch zur Klärung anderer Fragen habe ich auch eine große Zahl Serienschritte von den verschiedenen Segmenten der Hufhaut angefertigt. Zur Vermeidung grober Insulte habe ich nicht, wie üblich, den Hornschuh durch Behandlung mit heißem Wasser und durch mechanische Kräfte von seiner Unterlage gelöst, sondern am völlig intakten Organ durch ausgiebige Durchspülung der Gefäße mit 10%igem Formol zunächst eine ausgezeichnete Fixierung der Gewebe und Gefäße selbst erzielt. Dies Verfahren war für meine Zwecke auch deswegen besonders geeignet, weil hierdurch die dünnwandigen Gefäße, ja selbst die Kapillaren in geöffnetem Zustand verharren, und damit im Schnitt einwandfrei erfaßt werden können. Das Aussehen der auf solche Art fixierten Gefäße dürfte ihrem natürlichen Zustand am lebenden, durchbluteten Organ am nächsten kommen, so daß an Hand solcher Schnittpräparate in Verbindung mit den plastischen Gefäßkorrosionen in mehrfacher Hinsicht wertvolle Schlüsse für ihr Verhalten zu den umgebenden, von ihnen versorgten Geweben gezogen werden können.

Die Anfertigung der Schnitte von der so fixierten Hufhaut erfolgte folgendermaßen: Der durch Formoldurchlauf vorbehandelte Huf wird anschließend durch paramediane Sägeschnitte in etwa 2 cm dicke Scheiben zerlegt, die bis zur Verarbeitung in 8%igem Formol liegen bleiben. Danach wird zunächst mit einer feinen Laubsäge und dann mit dem Messer das Hufhorn bis dicht an den Papillarkörper heran abgetragen. Die entsprechenden Stücke der Segmente werden in der üblichen Weise zu Gefrierschnitten verarbeitet. Soll Hufhaut im Zusammenhang mit den Teilen des Hufbeines untersucht werden, so wird der Knochen erst in bekanntem Verfahren schneidbar gemacht.



#### IV. Die größeren Blutgefäße des Hufes und ihre Topographie

Wie bereits kurz angedeutet wurde, sind die Darstellungen der Blutgefäße des Hufes unvollständig; dieses liegt an den bisherigen unvollkommenen Untersuchungsmethoden. Durch das Plastoid-Korrosionsverfahren hat man es erst in der Hand, die Blutgefäße aller Größenordnungen unabhängig von ihrer Lage, dem angestrebten Ziel entsprechend, in ihrer wahren Form und Topographie vollständig darzustellen. Es ist daher notwendig, auch die makroskopischen Verhältnisse an Hand solcher Korrosionspräparate erneut zu schildern, wobei auch die Befunde Krügers mitberücksichtigt sein werden.

##### A. Arteriensystem des Hufes

Das Zehenendorgan der Schultergliedmaße wird von der lateralen bzw. medialen Zehenseitenarterie, A. digitalis lateralis bzw. medialis versorgt. Diese beiden Gefäße entstehen aus der Endaufzweigung der A. metacarpica volaris superficialis oberhalb des Fesselgelenkes. Die laterale Zehenseitenarterie erhält weiteren Zufluss aus der vereinigten tiefen Mittelfußarterie, A. metacarpica volaris profunda lateralis bzw. medialis, wobei der A. metacarpica volaris profunda lateralis der Endast der A. metacarpica dorsalis lateralis in Höhe des lateralen Griffelbeinknöpfchens zufließt.

Die beiden Zehenseitenarterien der Beckengliedmaße, A. digitalis pedis lateralis bzw. medialis entstehen als Endaufteilung der A. digitalis pedis communis, jenem Gefäß, zu dem sich die dorsale Mittelfußarterie, A. metatarsica dorsalis lateralis und die beiden tiefen plantaren Mittelfußarterien, A. metatarsica plantaris medialis und lateralis vereinigt haben. In jede Zehenseitenarterie mündet oberhalb des Fesselgelenkes die gleichseitige, oberflächliche plantare Mittelfußarterie ein.

Die Zehenseitenarterien der Vorder- und Hinterzehe (Abb. 1 a) verlaufen über die mediale bzw. laterale Seitenfläche des Fesselgelenkes gemeinsam mit der gleichnamigen Vene und dem N. volaris und geben nachfolgend beschriebene Äste ab. Diese verhalten sich lateral wie medial gleich und werden in lateraler Ansicht beschrieben.

1. Fesselarterie (b): Ihr kurzer Stamm (ca. 1,5—2 cm) teilt sich in den Ram. dorsalis (b') und den Ram. volaris (b''). Die zunächst quer zur Fußachse dorsal und volar verlaufenden oberflächlichen



Abb. 1. Arterien des Zehenendorganes des Pferdes, laterale Hälfte, nach einem Plastoid-Korrosionspräparat gezeichnet. Natürliche GröÙe

a Zehenseitenarterie, b Fesselarterie mit Ram. dors. b' u. Ram. vol. b'', c Ballenarterie mit c' peripherem u. c'' axialem Zweig, d seitlicher Stamm der Kronwulstarterie, d' trachtenwärtiger Ast zur Haut proximal der Krone, d'' trachtenwärtiger Abschnitt der Kronwulstarterie, d''' seitlicher Abschnitt der Kronwulstarterie, e dorsale Kronarterie, e' dorsaler Stamm der Kronwulstarterie mit seinen Ästen e'' u. e''', f volare Kronarterie, g Hufbeinarterie, g' Strahlarterie, g'' trachtenwärtiger Abschnitt der Wandarterie mit x Gefäßbögen zum Sohlenrand, g''' seitlicher Abschnitt der Wandarterie, h Ast des seitlichen Abschnittes der Wandarterie zur Sohlenrandarterie, h' Ast des trachtenwärtigen Abschnittes der Wandarterie, k Ast des Arcus terminalis zum seitlichen Abschnitt der Wandarterie, l Sohlenrandarterie, + Äste des Arcus terminalis zur Sohlenrandarterie

Zweige dieser beiden Fesselarterienäste lösen sich in der Subkutis dieser Gegend in ein gröberes, im Korium in ein feines, dichtes Netzwerk auf. Subkutanes und kutanes Gefäßnetz der lateralen und medialen Fläche gehen nach dorsal und volar kontinuierlich mit gröberen und feineren Ästen ineinander über. In gleicher Weise ziehen auch nach distal zahlreiche Anastomosen zur Kronwulstarterie (Schmalz) sowie zu den GefäÙen des Ballens hin. Tiefer liegende Zweige dieser Fesselarterienäste versorgen Streck- und

Beugesehnen, die Sehnenscheiden der letzteren, Fesselgelenk und das Fesselbein selbst. Auch diese Zweige stehen durch zahlreiche Anastomosen untereinander wie auch mit Ästen proximaler und distaler Arterien (Ballen- und Kronarterien) in Verbindung.

2. In distalem Fortschreiten entläßt die Zehenseitenarterie 2—3 volar gerichtete kleine Arterien, die das Gefäßnetz für die Haut der Fesselbeuge liefern.

3. In der Tiefe der Ballengrube, am proximo-volaren Winkel des Hufknorpels gibt die Zehenseitenarterie die Ballenarterie, *A. pulvinaris* ab (c). Diese gabelt sich in einen peripheren (Abb. 1 und 2 c') und einen axialen (c'') Ast. Ersterer verbreitet sich in der Haut des Ballens, der seitlichen Strahlfurche, im Gebiet der Eckstrebe sowie der Trachtenwand. Ein nach dorsal ziehender stärkerer Ast geht sodann an die Haut des Saumes und der Krone. Der zweite Ast verläuft im Strahlschenkel zur Spitze des Strahles. Untereinander und mit Ästen benachbarter Gefäße stehen die Zweige der Ballenarterien reichlich in Verbindung, so daß auch hier ein engmaschiges Gefäßnetz entsteht. Andere aus der *A. pulvinaris* oder ihren Zweigen entspringende kleine Arterien versorgen das Hufkissen, die tiefe Beugesehne mit Sehnenscheide, Strahlbein, Bursa podotrochlearis und das Hufgelenk.

4. Eine bisher unbenannte starke Arterie, die als seitlicher Stamm der Kronwulstarterie zu bezeichnen ist (Abb. 1 d), entspringt dicht vor dem proximo-volaren Winkel des Hufknorpels. Unmittelbar am Ursprung entläßt er einen Zweig, der den trachtenwärtigen Teil der behaarten Haut proximal der Krone versorgt (d'). Nach kurzem Verlauf teilt er sich am proximalen Rand des Hufknorpels in einen stärkeren volaren und einen schwächeren dorsalen Ast. Der volare Ast (d'') tritt auf die Außenfläche des Hufknorpels und steigt in scharfem Bogen, im trachtenwärtigen Teil des Saum-Kronwulstes gelegen nach volar ab. Er entläßt proximal Äste an die Saum- und distal an die Kronhaut. Die distalen Zweige anastomosieren mit solchen eines aus der Tiefe herkommenden Astes (g'') der *A. digitalis* (s. w. u.), die proximalen mit Zweigen jener volar gerichteten Arterie (d') und seine volaren Endäste verbinden sich mit solchen des peripheren Astes der Ballenarterie. Von diesem volaren Ast und seinen Zweigen wird die Haut des Saumes, der Krone und eines Teiles der proximalen Wandabschnitte, die hier der Außenfläche des Hufknorpels anliegen, versorgt. Nach seinem Verlauf im Saum-Kronwulst und seinem

Versorgungsgebiet ist er nunmehr als der trachtenwärtige Abschnitt der Kronwulstarterie (d'') zu bezeichnen. Der dorsale Ast, ebenfalls der Außenfläche des Hufknorpels aufliegend und im Saum-Kronwulst verlaufend, verbindet sich mit Zweigen der nachfolgend beschriebenen dorsalen Kronarterie und versorgt die Haut des Seitenteiles des Saum-Kronwulstes. Er liefert somit den seitlichen Anteil der Kronwulstarterie (d''') und ist das Bindeglied zwischen trachtenwärtigem und dorsalem Anteil dieses Gefäßes.

5. In Höhe des distalen Endes des Kronbeines entspringt die dorsale Kronarterie (Abb. 1e). Sie verläuft — zunächst an der Innenfläche des Hufknorpels gelegen — schräg dorsoproximal und verbindet sich dann unter der Strecksehne liegend mit der der Gegenseite. Am dorsalen Rande des Hufknorpels entläßt sie in Saum und Krone den dorsalen Stamm der Kronwulstarterie (e'), der sich sogleich in einen volaren und dorsalen Ast spaltet. Ersterer (e'') zieht in scharfem Bogen schräg nach volar und anastomosiert in der Kutis der Kronhaut mit dem dorsalen Ast der zuvor beschriebenen Arterie. Der andere (e''') verläuft nach dorsal scharf umbiegend in die Kronhaut und verbindet sich mit dem entsprechenden Gefäß der Gegenseite. Beide nehmen durch distal gerichtete Zweige Verbindung mit aus dem Arcus terminalis bzw. der Wandarterie herkommenden Ästen auf. Die beiden Äste des dorsalen Stammes der Kronwulstarterie schließen somit im dorsalen Bereich den Gefäßring, den die Kronwulstarterie bildet.

6. Aus der medialen Wand der Zehenseitenarterie entspringen etwa in gleicher Höhe wie die dorsale Kronarterie 1—2 Gefäße, die volaren Kronarterien (Abb. 1 und 2f). Sie treten mit den entsprechenden Gefäßen der Gegenseite in Verbindung und versorgen Kron- und Strahlbein, Hufgelenk sowie Hufkissen und die vorderen Abschnitte der Strahlhaut.

7. Am Astausschnitt bzw. -loch des Hufbeinastes entläßt die Zehenseitenarterie ein starkes Gefäß, die Hufbeinarterie, die sich nach kurzem Verlauf zunächst in einen medialen und lateralen Ast gabelt (Abb. 1g). Der mediale Ast, die Strahlarterie versorgt fußachsenwärts verlaufend das Strahlkissen, die Haut des Strahlkörpers und die der seitlichen Strahlfurche (Abb. 1 und 2g'). Seine Endzweige treten in Verbindung mit solchen der Ballenarterie (c') sowie mit denen der Gegenseite. Der



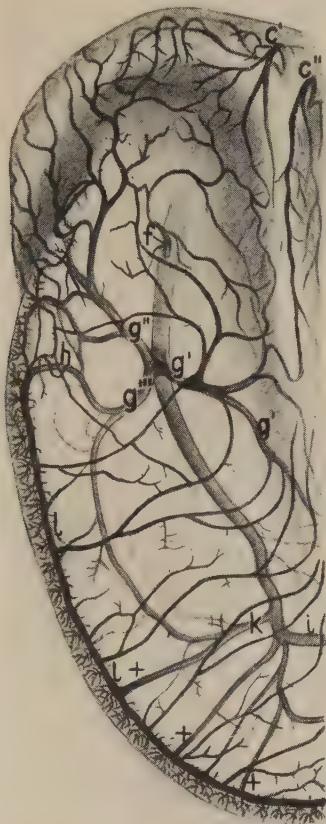


Abb. 2. Arterien des Zehenendorgans des Pferdes, Ansicht von der Sohlenfläche, nach einem Plastoid-Korrosionspräparat gezeichnet.

Größe 1,5:1

c, peripherer, c' axialer Zweig der Ballenarterie, f volare Kronarterie, g' Strahlarterie, g'' trachtenwärtiger Abschnitt der Wandarterie, g''' seitlicher Abschnitt der Wandarterie, h Ast des seitlichen Abschnittes der Wandarterie zur Sohlenrandarterie, k Ast des Arcus terminalis zum seitlichen Abschnitt der Wandarterie, l Sohlenrandarterie, + Äste des Arcus terminalis zur Sohlenrandarterie

laterale Ast, der seitliche Stamm der Wandarterie, tritt durch den Astausschnitt oder das Astloch und teilt sich hier sogleich in einen volaren und einen dorsalen Zweig. Der erstere zieht in scharfem Bogen trachtenwärts (Abb. 1 und 2 g''). Er bildet den trachtenwärtigen Abschnitt der Wandarterie. Seine proximal verlaufenden Ästchen verbinden sich mit solchen des trachtenwärtigen Abschnittes der Kronwulstarterie. Die nach dem Sohlenrand verlaufenden Ästchen bilden hier Gefäßbögen, die im Trachtenteil fehlende Sohlenrandarterie ersetzend (Abb. 1 x). Aus diesem volaren Ast und dem trachtenwärtigen Abschnitt der Kronwulstarterie werden die Seiten- und Trachtenteile der Hufhaut versorgt. Ballenwärts steht er mit Zweigen der Ballenarterie in Verbindung. Der dorsale Zweig stellt den seitlichen Ab-

schnitt der Wandarterie ( $g'''$ ) dar und verläuft in der Wandrinne des Hufbeines, bleibt in seinem ganzen Verlauf etwa gleich stark und bildet auf der Grenze zwischen Seiten- und Dorsalwand des Hufes einen starken Gefäßbogen mit einer hier aus einem Wandloch austretenden Arterie (Abb. 1 und 2k), die selbst aus dem später näher beschriebenen Arcus terminalis her stammt. Bald nach ihrem Ursprung zweigt die Wandarterie einen starken Ast (Abb. 1 und 2h) ab, der in kaudal konvexem Bogen um den Hufbeinast herumziehend, wesentlich zur Bildung der sog. Sohlenrandarterie beiträgt. Sie selbst steht durch zahlreiche Zweige nach proximal mit Ästen der Kronwulstarterie, nach distal mit solchen der Sohlenrandarterie in Verbindung.

8. Nach Abgang der Hufbeinarterie verläuft die Zehenseitenarterie in der Sohlenrinne des Hufbeins und entläßt einige kleinere Gefäße, die an die Haut der Strahlspitze und des Strahlkörpers sowie an das Strahlkissen in diesem Bereich herantreten.

9. In der Sohlenrinne gelangt die Zehenseitenarterie durch das Sohlenloch in den Hufbeinkanale und vereinigt sich hier, ohne daß ihr Durchmesser im Endteil wesentlich abgenommen hätte, mit der der Gegenseite, den Arcus terminalis bildend (Abb. 1 und 2i). Aus diesem entspringen etwa 8—10 verschieden große Gefäße, die in gestrecktem Verlauf den Dorsalteil des Hufbeines durchziehen und durch die im mittleren Drittel des Hufbeins gelegenen Wandlöcher austreten. Eines dieser Gefäße, das auf der Grenze zwischen Dorsal- und Seitenwand gelegen ist (Abb. 1 und 2k), geht, wie schon erwähnt, in den oben als seitlichen Abschnitt der Wandarterie bezeichneten Gefäßbogen über. Die übrigen Äste versorgen die Haut des dorsalen Abschnittes des Hufes und gehen zahlreiche Verbindungen mit dem dorsalen Abschnitt der Kronwulstarterie und Ästen der nachfolgend beschriebenen Sohlenrandarterie ein. Im Gegensatz zum trachtenwärtigen bzw. seitlichen Abschnitt der Wandarterie übernimmt dieses aus mehreren, dem Arcus terminalis entstammenden Ursprungsstämmen gebildete Gefäßnetz die Bedeutung einer dorsalen Wandarterie.

10. Nach distal verlassen jederseits 4—5 Gefäße den Arcus terminalis (Abb. 1 und 2+). Auch sie durchziehen in gestrecktem Verlauf, hier und da Querverbindungen austauschend, das Hufbein, treten aus den Sohlenrandlöchern zutage und münden unter annähernd rechtem Winkel in die Sohlenrandarterie ein.

11. Die schon mehrfach erwähnte **Sohlenrandarterie** (Abb. 1 und 21) verläuft einige Millimeter vom Rande des Hufbeins entfernt in der Haut des Sohlenrandes. Sie ist ein Gefäß von beträchtlicher in ihrem ganzen Verlauf gleichbleibender Weite. An seiner Entstehung sind eine Reihe stärkerer Gefäße beteiligt. Es sind dies die schon erwähnten, vom *Arcus terminalis* herkommenden, am Rande des Hufbeins aus den *Foramina marginalia* jederseits austretenden 4—5 Arterien (Abb. 1 und 2+). Ferner jener in Höhe des Hufbeinastes gelegene Zweig (h) des seitlichen Abschnittes der Wandarterie. Die Sohlenrandarterie begleitet somit als kräftiger Gefäßbogen den Sohlenrand nur im Ausdehnungsbereich des Hufbeins. Ihr Ende erreicht sie auf der Grenze zwischen Hufbein und Hufknorpel, wo sie jenen oben erwähnten Seitenzweig des seitlichen Abschnittes der Wandarterie aufnimmt. Im Trachtenteil des Sohlenrandes finden sich entgegen bisherigen Darstellungen lediglich einzelne von Zweigen des trachtenwärtigen Abschnittes der Wandarterie gebildete kleinere Gefäßbögen, die in diesem Bereich die Funktion der Sohlenrandarterie übernehmen (s. o. und Abb. 1 x). Die Sohlenrandarterie entläßt, nachdem sie auf oben beschriebene Art entstanden ist, jederseits nach proximal etwa 8—10 Ästchen. Diese anastomosieren mit ihnen entgegenlaufenden Zweigen des dorsalen und seitlichen Abschnittes der Wandarterie. Zehennachsenwärts entläßt die Sohlenrandarterie jederseits 8 bis 10 Ästchen, die im Sohlenkörperbereich mit solchen der Gegenseite, im Gebiet der Sohlenschenkel mit Ästen der Strahlarterie (Abb. 2) Verbindungen eingehen. Zahlreiche kleine Äste der Sohlenrandarterie spalten sich in der Haut des Sohlenrandes büschelförmig auf. Sie stellen die am weitesten distal gelegenen Gefäße der Gliedmaße dar.

### B. Venensystem des Hufes

Die Zehenseitenvenen entspringen an der Schultergliedmaße aus dem *Arcus venosus volaris* bzw. an der Beckengliedmaße aus dem *Arcus venosus plantaris*. Der *Arcus venosus volaris* entsteht aus dem Zusammenfluß der beiden oberflächlichen Metakarpalvenen, *V. metacarpica volaris superficialis medialis* bzw. *lateralis* und der tiefen Metakarpalvene, *V. metacarpica volaris profunda medialis* am distalen Ende des Metakarpus. Im *Arcus venosus plantaris* vereinigen sich die vier Metatarsalvenen: *V. metatarsica dorsalis medialis*, *V. plantaris superficialis lateralis*

bzw. *medialis* und *V. plantaris profunda medialis*. Die Zehenseitenvene verläuft, die Zehenseitenarterie zunächst dorsal begleitend, hufknorpelwärts. Am proximalen Rand des Hufknorpels, gelegentlich 2—3 cm proximal von ihm, teilt sich die Zehenseitenvene, zum Unterschied von der Zehenseitenarterie Geflechtgruppen bildend, auf. Die nachfolgende Beschreibung der Aufteilung der Venen erfolgt, wie gebräuchlich, in zentrifugaler Richtung.

Nach ihrem Ursprung aus dem *Arcus venosus volaris* bzw. *plantaris* stehen

1. die Zehenseitenvenen in Höhe des Sporns durch eine kräftige, an der Volarfläche gelegene Anastomose in Verbindung. Zweige dieser Venenverbindung versorgen den Sporn, andere davon ziehen in der Fesselbeuge nach distal, wo sie im Hufkissen in Verbindung mit weiter distal entspringenden Venen treten.

2. In gleicher Höhe mit der dorsalen Fesselarterie entspringt die sie begleitende dorsale Fesselvene. Auf der Strecksehne mit der der Gegenseite in weite Verbindung tretend, verbreitet sie sich in der Haut auf der dorsalen Fläche der Zehe und gibt starke Äste an das Venengeflecht der Krone ab.

3. Auf gleicher Höhe oder dicht unterhalb der dorsalen Fesselvene geht die volare Fesselvene ab. Sie überquert die Zehenseitenarterie ihrer Seite, liegt unter der Beugesehne und steht als starkes Gefäß mit der der Gegenseite in Verbindung. Kurz nach ihrem Ursprung entläßt sie einen starken Ast, der mit einem entsprechenden Ast der Begleitarterie das Fesselbein versorgt.

Auf dem weiteren Weg zu ihrer Endaufzweigung kann sich die Zehenseitenvene 2—3 cm vom proximalen Rande des Hufknorpels in einen dorsalen und volaren Stamm auch auf die Innenfläche des Hufknorpels distal reichend aufgabeln (Abb. 5 a, a' und a''). Beide Stämme stehen meist durch 1—2 Queräste in Verbindung.

4. Als erster Stamm der Zehenseitenvene (Abb. 3—6 a) entspringt am proximovolaren Winkel des Hufknorpels aus ihr bzw. aus dem volaren Ast ihrer Gabel (Abb. 5 und 7 a'') die Ballenvene, *V. pulvinaris* (Abb. 3—7 b), die in der Ballengrube mit der der Gegenseite eine starke Anastomose hat. Die *Vena pulvinaris* entläßt etwa 2—3 cm nach ihrem Ursprung nach lateral 2—3 Gefäße, die als trachtenwärtige Kronwulstvenen (Abb. 3 und 4 c) zu bezeichnen sind. Sie bilden in der behaarten Haut des Saumkronwulstes ein feinmaschiges, doppelschichtiges Netz. In den





Abb. 3. Venen und subkutane Venennetze des Zehenendorgans des Pferdes, laterale Ansicht, nach einem Piastoid-Korrosionspräparat gezeichnet. Größe 1:14  
a Zehenseitenvene, b Ballenvene, c trachtenwärtige Kronwulstvene, d dorsale Kronwulstvene und d'' oberflächliches und d''' tiefes Ast, d''' dorsale Kronwulstvene, d'' seitliche Kronwulstvene, e seitliche Kronwulstvene, f Grenzzone zwischen den Venennetzen, g Saum-Kronsegmentes und oberflächliches und tiefes subkutanes Venennetz, h Sohlenrandvene, i subkutanes Venennetz des Wandsegmentes

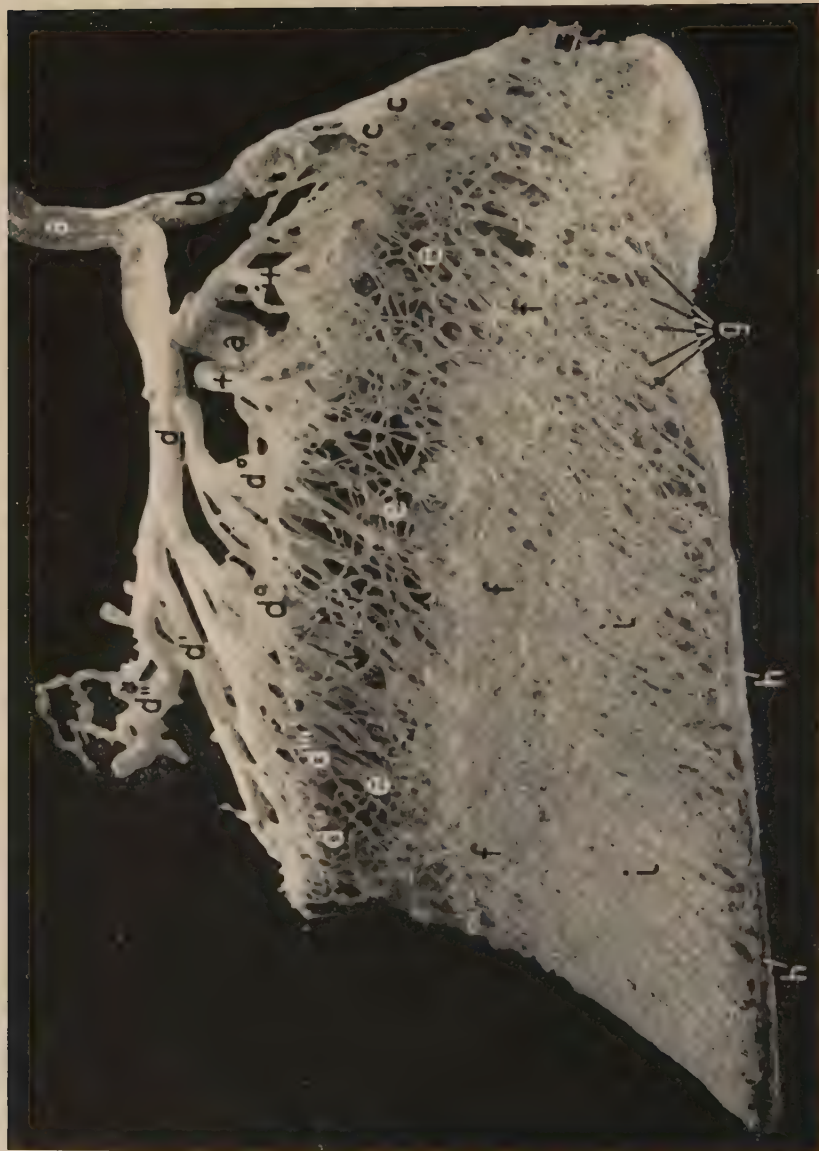


Abb. 1 Venen und subkutane Venennetze des Zehenorgans des Pferdes, laterale Ansicht, Plastoid-Korrosionspräparat, Photo. (Größe 1 : 1). a Zehenstammvene, b Ballenvene, c Hufknochenvene, d dorsale Kronwulstvene, d' dorsale Kronwulstvene in und 1' tieferer Ast, d'' dorsale Kronwulstvene, d' seitliche Kronwulstvene, e seitliche Kronwulstvene, f seitliche Kronwulstvene, g Kreuzung zwischen dem Hufknochen und dem Hufknochen, h Kreuzung zwischen dem Hufknochen und dem Hufknochen, i Kreuzung zwischen dem Hufknochen und dem Hufknochen, j Kreuzung zwischen dem Hufknochen und dem Hufknochen.

Fällen, in denen die Zehenseitenvene sich gabelt, entspringen diese Gefäße aus ihrem volaren Ast (Abb. 5 c).

5. Nach Abgabe der Vena pulvinaris wendet sich die Zehenseitenvene bzw. im Falle ihrer proximalen Aufgabelung ihr dorsaler Stamm (Abb. 5 und 7 a') etwa 1 cm entlang dem proximalen Rande des Hufknorpels dorsal und entläßt hier die etwa gleichstarke dorsale Kronvene (Abb. 3—7 d). Am proximalen Hufknorpelrand weiter laufend, spaltet diese sich am Rande der Strecksehne in einen oberflächlichen und einen tiefen Ast (Abb. 3 bis 7 d' und d''). Der tiefe Ast (d'') tritt unter die Sehne und bildet mit der der Gegenseite eine starke Anastomose, nachdem er sich im subtendinösen Gewebe z. T. geflechtartig aufgelöst hatte. Zudem besteht zwischen ihm und dem fortlaufenden Stamm der Zehenseitenvene (Abb. 6 und 7 f) eine starke Querverbindung (Abb. 6 und 7 h), die, an der Innenfläche des Hufknorpels gelegen, sich in mehrere grobe Äste auflösend, das Venennetz an der Innenfläche des Hufknorpels vervollständigt. Der auf der Strecksehne gelegene oberflächliche Ast (d'), der Hauptast der dorsalen Kronvene, steht nach proximal hin mit dem Venengeflecht der behaarten Haut dieser Gegend in Verbindung. Seine Hauptzweige jedoch entsendet er nach distal, wo sie, in Saum und Krone gelegen, ein doppelschichtiges, feinmaschiges Netz bilden. Sie stellen die dorsalen Kronwulstvenen dar (Abb. 3—6 d''') und haben Verbindung zu dem Venengeflecht des Dorsalteiles der Wandhaut. Auch dieser Hauptast bildet mit dem der Gegenseite über dorsal einen starken Gefäßbogen und versorgt mit in die Tiefe dringenden Zweigen das Kronbein. Vor der Aufteilung in den oberflächlichen und tiefen Ast entspringen aus der dorsalen Kronvene die seitlichen Kronwulstvenen (Abb. 3—6 d<sup>o</sup>). Sie werden nach volar vervollständigt durch Äste, die aus dem anschließend dargestellten Venengeflecht ihren Ursprung nehmen (Abb. 3—6 +).

Nach Abgabe der dorsalen Kronvenen wendet sich die Zehenseitenvene nach distal und zwar an die Innenfläche des Hufknorpels. Im Falle ihrer Aufgabelung tritt sie dorthin mit ihren beiden Stämmen. Hier bildet die Zehenseitenvene in jedem der beiden Fälle das Venengeflecht an der Innenfläche des Hufknorpels, dessen Aufgliederung in seine Quellgebiete später beschrieben sein soll (Abb. 6 e und 7). Als ein stärkerer Ast löst sich in Höhe des volaren Randes des Hufbeinastes aus diesem Venengeflecht der fortlaufende Stamm der Zehenseitenvene heraus (Abb. 6 und 7 f).



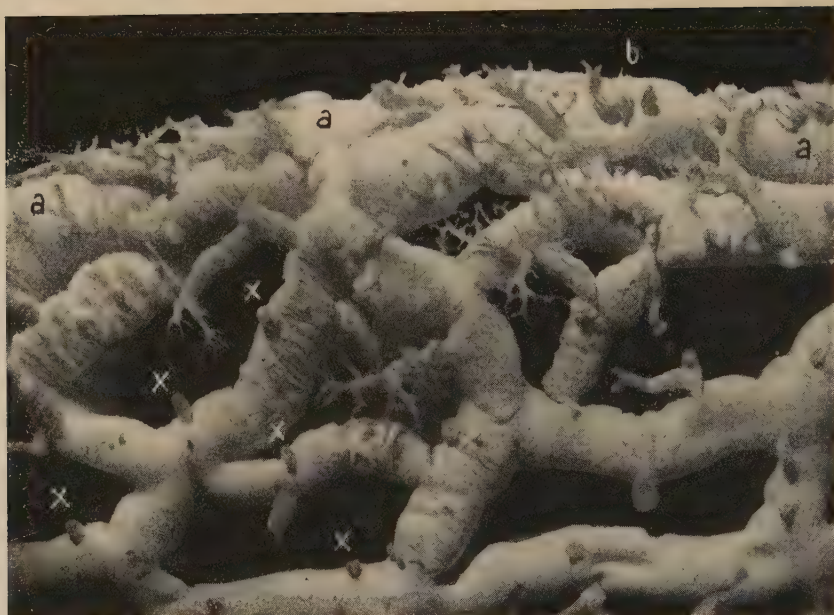


Abb. 4 A. Subkutanes Venennetz des Sohlensegmentes, Ausschnitt aus einem Plastoid-Korrosionspräparat, Photo. GröÙe 5:1

a Sohlenrandvene, b erweitertes Mündungsstück mehrerer Papillarvenen aus der Sohlenrandvene entspringend, x Sitz der Klappen in den Verbindungsvenen von dem subkutanen zum korialen Venennetz

Er verläuft jederseits in der Sohlenrinne des Hufbeins und gabelt sich vor dem Eintritt in das Sohlenloch in zwei Äste (Abb. 7f), die die Begleitarterie zwischen sich nehmen. Vor dem Eintritt in den Hufbeinkanal geht von dem fußachsenseitigen Zweig der Vene ein auf dem Strahl-Hufbeinband gelegener kräftiger Ast ab, der sich mit der der Gegenseite verbindet und den Venenplexus des Strahlbeins versorgt. In den Hufbeinkanal eingetreten, bilden die beiderseitigen Zehenseitenvenen den *Arcus terminalis venosus*. Dieser liefert den Venenplexus des Hufbeins und steht durch zahlreiche stärkere und schwächere, das Hufbein durchbrechende Äste, mit dem Wandgeflecht der Hufhaut in Verbindung. Jene begleiten dabei die aus dem *Arcus terminalis arteriosus* herkommenden Arterien, indem sie sich z. T. geflechtartig auflösen und so Gefäßscheiden um die Arterien bilden.

Nachdem die Zehenseitenvene bis zu ihrer distalen Aufteilung beschrieben wurde, sollen nunmehr die Äste ihres zuvor erwähnten, aus buchtigen Stämmen bestehenden grobmaschigen Ge-



flechtes, das an der Innenfläche des Hufknorpels gelegen ist, beschrieben werden.

- a) Fußachsenseitig entspringt aus einem der groben Stämme des Geflechtes die kräftige **volare Kronvene** (Abb. 6 und 7g). Sie verläuft mit distal konvexem Bogen und anastomosiert proximal des Strahlbeins mit der der Gegenseite.
- b) Nach dorsal entläßt das Geflecht den mittelstarken, zuvor schon erwähnten Verbindungszweig entlang der Innenfläche des Huf-

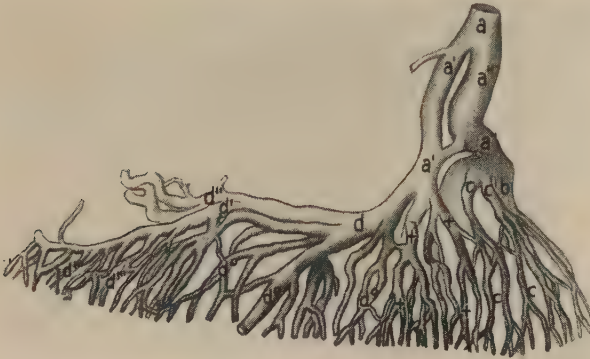


Abb. 5. Zehenseitenvene mit ihren Ästen zum Saum-Kronsegment, laterale Ansicht nach einem Plastoid-Korrosionspräparat gezeichnet. Natürliche Größe  
a Zehenseitenvene mit a' dorsalem und a'' ventralem Ast, b Ballenvene, c trachtenwärtige Kronwulstvenen aus dem volaren Ast der Zehenseitenvene, d dorsale Kronvene mit d' oberflächlichem und d'' tiefem Ast, d''' dorsale Kronwulstvenen, d<sup>e</sup> seitliche Kronwulstvenen, + Kronwulstvenen aus dem Venengeflecht an der Innenfläche des Hufknorpels

knorpels zur dorsalen Kronvene (Abb. 6 und 7h), die er am Seitenrand der Strecksehne erreicht.

- c) Nach außen gibt es eine unterschiedliche Zahl mittelstarker Äste ab, die über den proximalen Rand des Hufknorpels hinweg in den Saum-Kronwulst gelangen und hier, wie bereits dargelegt wurde, die seitlichen Kronwulstvenen in ihrem volaren Bereich vervollständigen (Abb. 3—6 +).
- d) Im volaren Bereich endlich löst sich das Geflecht in distal und sohlenwärts gerichtete, netzartig miteinander verbundene Äste auf. Diese als **Binnenvenen** des Hufes zu bezeichnenden Äste ziehen, von innen nach außen gruppenweise folgend, zur Haut von Ballen-Strahl, Eckstrebe, Sohle und Wand (Abb. 7x). Die Darstellung der Beziehungen dieser Endäste des Venengeflechtes zum Venensystem der Haut von Ballen-Strahl, Eckstrebe, Sohle



Abb. 5. Medianschnitt durch ein Flattoid Korallenorgan. a) Vene und Venennetz des Koralenorgans des Fisches, b) Vene des Koralenorgans, c) Koralenorgan, d) Koralenorgan, e) Koralenorgan, f) Koralenorgan, g) Koralenorgan, h) Koralenorgan, i) Koralenorgan, j) Koralenorgan, k) Koralenorgan. Photo. Größe 1:3:1

a) Vene und Venennetz des Koralenorgans des Fisches, b) Vene des Koralenorgans, c) Koralenorgan, d) Koralenorgan, e) Koralenorgan, f) Koralenorgan, g) Koralenorgan, h) Koralenorgan, i) Koralenorgan, j) Koralenorgan, k) Koralenorgan. Photo. Größe 1:3:1

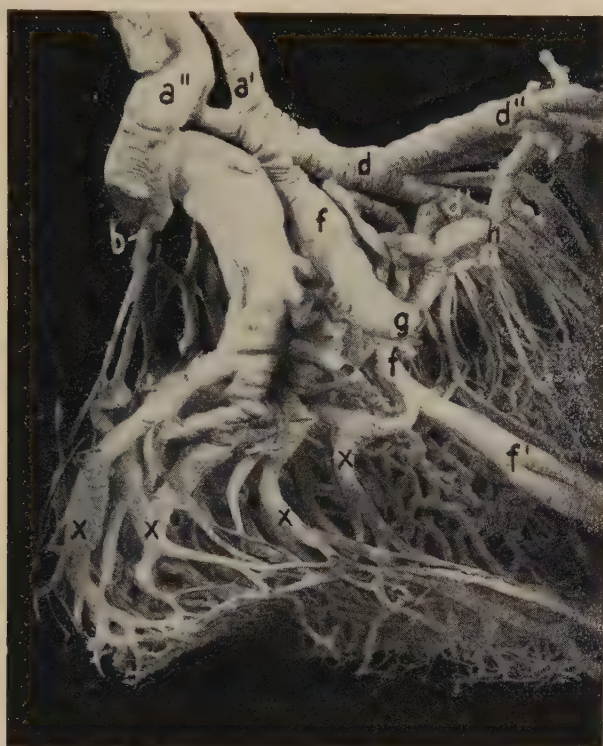


Abb. 7. Venengeflecht an der Innenfläche des Hufknorpels, Plastoid-Korrosionspräparat, Photo  
Natürliche GröÙe

a' dorsaler, a'' volarer Ast der Zehenseitenvene, b Ballenvene, d dorsale Kronvene mit d' oberflächlichem und d'' tiefem Ast, f-fortlaufender Stamm der Zehenseitenvene mit f' Aufgabelung vor Eintritt in das Sohlenloch, g volare Kronvene, h Verbindungsast des Geflechtes zur dorsalen Kronvene, x Binnenvenen des Hufes

und Wand — der letzteren im besonderen über die Sohlenrandvene (Abb. 3 und 4 h) — erfordert die Kenntnis der feineren Aufteilung dieser GefäÙe und kann erst dann erfolgen.

## V. Die feineren BlutgefäÙe des Hufes und ihre Topographie

Das aus den Seitenzweigen sowohl der zuvor beschriebenen Arterien als auch Venen hervorgehende großmaschige, kontinuierlich die ganze Hufhaut durchsetzende Arterien- bzw. Venennetz liegt überall subkutan und soll deshalb subkutan es Gefäßnetz genannt werden. Aus diesen subkutanen Gefäßnetzen entwickeln sich epithelwärts schichtweise engmaschig werdende, anschließend zu besprechende Gefäßnetze, deren am weitesten peripher gelegene

Anteile subepithelial liegende Kapillarnetze darstellen. Das subepitheliale Kapillarnetz, das in den einzelnen Segmenten unterschiedlich ausgebildet ist, wird im Rahmen meiner Untersuchungen noch ausführlich betrachtet werden müssen. Neben diesen am weitesten in der Peripherie liegenden Kapillarnetzen sind weiterhin auch von den entsprechenden Gefäßnetzen gespeiste Kapillaren zur Versorgung von Subkutis bzw. Korium allorts vorhanden (Abb. 8 i). Dieser Nachweis von Kapillaren in Subkutis und Korium zu deren Versorgung steht im Widerspruch zu den bisherigen Ansichten, die dahingehen, daß der mechanische Apparat der Haut, die Lederhaut und die größeren und kleineren Septen der Unterhaut keine Kapillaren haben, daß man in ihnen keine einzige Kapillarschlinge, sondern nur zu- und ableitende Bahnen findet (Spalteholz, Petersen). Die Gegensätzlichkeit der bisherigen gegenüber meinen Befunden erklärt sich aus der unterschiedlichen Injektions-Methodik. Infolge der eingangs geschilderten Eigentümlichkeit des Plastoids gelingt es nämlich, die Kapillaren vollständig zu füllen und sie damit auch vollkommen der Untersuchung zugänglich zu machen. Diese Feststellungen gelten ebenso auch für die subepithelialen Kapillarnetze der Hufhaut, die weiter unten besprochen werden. Und es sei gleichzeitig darauf hingewiesen, daß diese Befunde, wie ich bei meinen Untersuchungen feststellen konnte, auch für die behaarte Haut zutreffen. Hierauf soll jedoch in dieser Arbeit nicht näher eingegangen werden.

#### A. Arteriensystem des Hufes

Wie einleitend gesagt wurde, liegen in allen Segmenten der Hufhaut die Arterien mit ihren gröberen Ästen zunächst in der Tiefe unter den Venengeflechten und bilden hier das weitmaschige subkutane Gefäßnetz (Abb. 8 b und 9). Aus dieser tiefen Lage heraus entsenden sie kleinere, durch die Maschen des Venenplexus hindurch an die Oberfläche herantretende Äste (c). Diese bilden mit ihren etwa gleichstark bleibenden Zweigen ein zweites ebenfalls noch großmaschiges Arterienetz, das seiner Lage nach als tiefes koriales Netz bezeichnet werden muß (d). Letzteres wird schließlich von einem feinen, sehr dichten, dem oberflächlichen korialen bzw. subpapillären Arterienetz überlagert (f). Das tiefe koriale und subpapilläre Arterienetz an dem Fertilbett des Hufes und an den übrigen zottentragenden Segmenten, jenen Teilen der Hufhaut also, die das im Dienste der Horn-



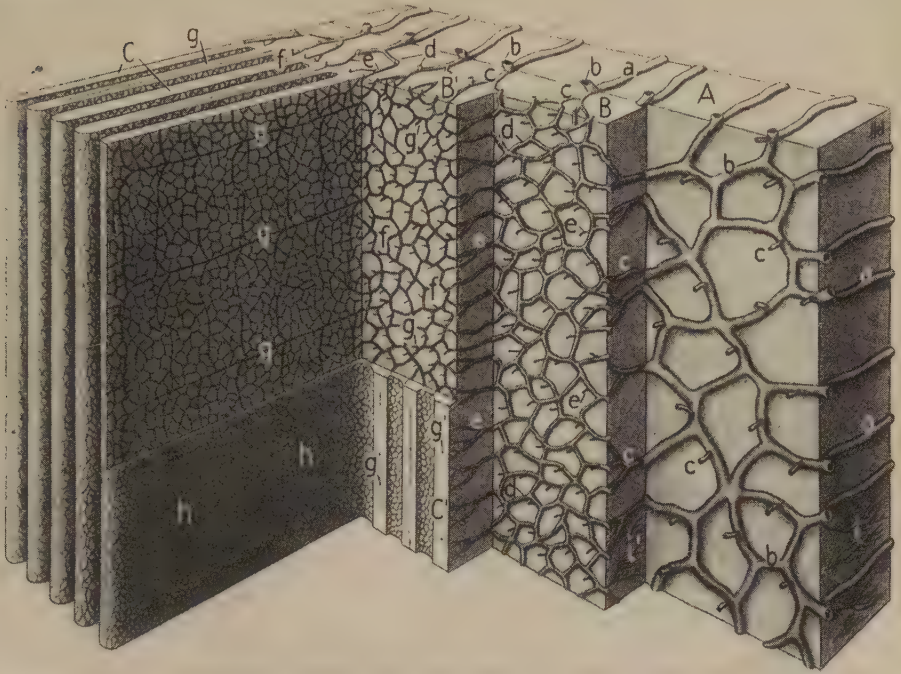


Abb. 8. Schematische Darstellung der Arterienetze eines Ausschnittes der Hufhaut des Wandsegmentes

A Subkutis (Stratum periostale), B und B' Korium, C Koriumblättchen, C' Koriumblättchen an der Basis abgetragen

a Zuführende Gefäße zu b subkutanem Netz, c Verbindungsäste zu d tiefem korialen Netz, e Verbindungsäste zu f subpapillärem Netz, g Aa. laminares, g' auf dem Querschnitt. h subepitheliales Kapillarnetz, i Kapillaren in der Subkutis, i' im Korium. (Die feinerenmaschigen Venennetze haben die gleiche Gliederung.)

bildung stehende, durch intensive Zelltätigkeit ausgezeichnete Epithel tragen. ist besonders dicht. Infolge der besonders lebhaften Tätigkeit der hornbildenden Epithelien des Kronsegmentes wird das koriale Netz dieses Teiles der Hufhaut von einem besonders starken Gefäß, der oben erwähnten Kronwulstarterie mit ihren zahlreichen Zuflüssen, gespeist.

Aus dem subpapillären Netz aller dieser zottenträgenden Teile der Hufhaut entspringen dann feinste Endarterien als *Arteriola e papillares*, die in die Zotten des Papillarkörpers eintreten. Bemerkenswert ist, daß diese zuerst von Spalteholz bezeichneten Gefäße, nicht wie dies für die Haut des Menschen beschrieben wird, als hirschgeweihähnliche Arterien aus dem subpapillären

Netz entstehen, sondern als Einzelgefäße unmittelbar aus diesem Netz für jede Papille getrennt entspringen. Bei der außerordentlich dichten Anordnung der Papillen in dem Papillarkörper des Saumes, der Krone, der Sohle und des Strahles muß auch das subpapilläre Netz der Arterien sehr dicht sein, wenn aus ihnen gradlinig zu je einer Papille verlaufende Aa. papillares entspringen sollen. Durch dieses feine Netzwerk von Arterien ist, unabhängig von jeder mechanischen Einwirkung auf die Hufhaut, der Zufluß des Blutes zu jeder Zottenarterie gesichert. Die Zottenarterien verlaufen immer in der Einzahl, gerade gestreckt, manchmal leicht korkzieherartig gewunden zur Spitze der Zotte. Sehr selten gabeln sie sich. Entsprechend der beträchtlichen Höhe der Zotten namentlich im Kronsegment sind auch die Zottenarterien makroskopisch sichtbar und am Kronsegment mehrere Millimeter lang. Sie geben seitlich kleine Nebenzweige ab, die sich in ein langmaschiges unter der Epidermis liegendes Kapillarnetz auflösen. Ein Hohlkegel dichter Kapillarschlingen umhüllt also die axial liegende Zottenarterie. Ein ähnlich dichtes Kapillarnetz bedeckt, unter dem interpapillären Epithel benachbarter Zotten gelegen, diese Zwischenräume. So kommt eine geschlossene, subepitheliale Kapillardecke zustande. Am Sohlenrand der Hufhaut liegen hiervon abweichende, besonders geartete Verhältnisse vor, von denen an anderer Stelle ausführlich berichtet werden soll.

Der schichtweisen Anordnung der Gefäße in den Segmenten der Hufhaut mit zottenförmigem Papillarkörper, also am Saum, an der Krone und Sohle sowie mit gewissen Abweichungen am Ballen und Strahl entspricht auch die in der Haut des Wandsegmentes mit blättchenförmigem Papillarkörper (Abb. 8). Auch hier liegen die von der Wand-, Kronwulst- und Sohlenrandarterie gebildeten groben Gefäßnetze subkutan unter dem Venenplexus. Ebenso entspringen aus dem groben Netz feine Arterien, die sich zwischen den Maschen des Venengeflechtes nach der Oberfläche wenden, um dann als auf den Venen liegende dünne Arterien zunächst das weitmaschige tiefe koriale und dann oberflächenwärts das feine subpapilläre Netz zu bilden. Die Maschen dieses Netzes sind wiederum so dicht, daß aus ihnen reihenweise angeordnete, kleine Arterienästchen von der Basis her auf geradem Wege in die Koriublättchen eintreten können. Es fällt auf, daß diese reihenweise angeordneten in ein Koriublättchen emporstrebenden Arterien größere Zwischenräume zwischen sich frei lassen. Sie stehen bei

weitem nicht so dicht, wie die Arteriolae papillares, denen sie nach Ursprung und Funktion gleichgesetzt werden können. Sie sind auch nicht stärker als diese. Die Blättchenarterien, Arteriolae laminares (g) steigen gerade oder leicht geschlängelt nach dem freien Rand der Blättchen hinauf. Auf dem Wege dahin verzweigen sie sich nach Art eines Palmwedels. Die Seitenzweige treten mit

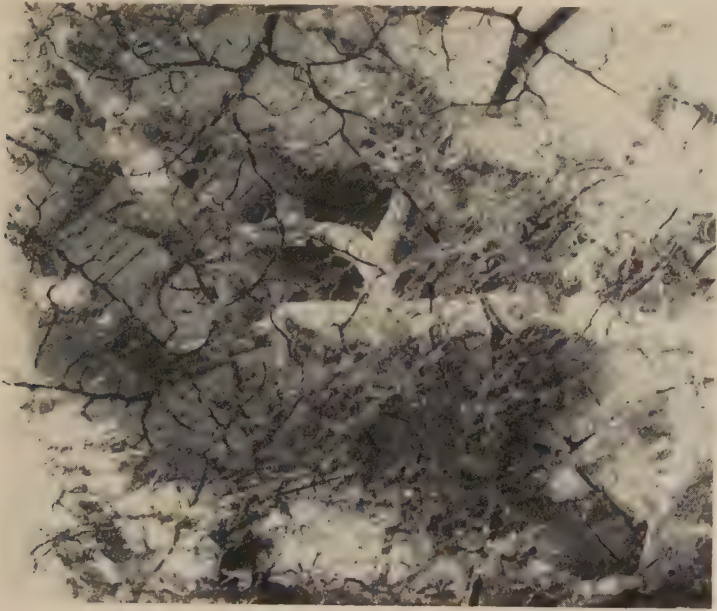


Abb. 9. Arterien (dunkel) und Venen (hell) der Sohlenhaut. In der Tiefe grobes subkutanes, an der Oberfläche feines kutanes Arteriennetz, dazwischen subkutanes Venengeflecht

solchen benachbarter Arterien in Verbindung und bilden so ein in der Achse des Blättchens, also in einer Ebene liegendes feines Netz. Am freien Rande des Blättchens gabeln sich die Arterien oft und ziehen, sich dem Netz einfügend, mit ihren Endausläufern in scharfem Bogen nach distal oder proximal. Diese im Korium der Hauptblättchen liegenden Arteriennetze geben seitlich kleine Zweige ab, die dann das subepithelial liegende Kapillarnetz bilden (h). Auffallend ist, daß nur vereinzelte Kapillaren in das spärliche Bindegewebe der Nebenblättchen eintreten. Ein Vergleich der Stärke und Dichte der Arterien des Wandsegmentes mit den Gefäßen der übrigen Teile der Hufhaut ergibt, daß die arterielle Versorgung des Sterilbettes hinter derjenigen des Fertilbettes und



auch der von Sohle und Ballen-Strahl zurückbleibt. Die Aufteilung der Arterien in der Haut des Ballen-Strahlsegmentes unterscheidet sich von der in den übrigen Segmenten durch die eigenartige Ausbildung seines subkutanen Netzes. Sie wird nämlich durch die baulichen Verhältnisse des mächtigen Subkutispolsters des Hufkissens bestimmt. Die Subkutis von Ballen und Strahl besteht aus sich durchflechtenden, ein Raumnetz bildenden fibrösen und elastischen Faserzügen, die nach funktionellen Gesichtspunkten angeordnet sind und in ihren Lücken lockeres Bindegewebe und Fettzellgruppen enthalten. In diese Lücken eingebettet liegen auch die Verzweigungen der Arterien, die somit hier ein dichtes, subkutanes R a u m n e t z von Gefäßen bilden. Nach der Strahlspitze hin, wo das Gewebe eine mehr schichtartige Anordnung zeigt, sowie im Bereiche der tiefen Beugesehne, ihrer Sehnenscheide, der Bursa podotrochlearis, und der Hufgelenkscapsel verlaufen die Arterien in zu entsprechend zahlreichen Schichten angeordneten feinen Geflechten. Die das Korium und die Epidermis dieses Segmentes versorgenden Arterien verhalten sich in ihrem weiteren Verlauf so, wie dies für die entsprechenden Gefäße des Saum-Kron- und Sohlensegmentes bereits beschrieben wurde. Als Besonderheit sind im Hufkissen periglanduläre Kapillarnester vorhanden, die die hier vereinzelt ausgebildeten Ballen- und Strahlrüsen umgeben.

Seit langem schon sind die auffallenden Ringanastomosen des Hufes an dessen Dorsal- und Volarfläche bekannt. Sch m a l t z und zuletzt K r ü g e r haben besonders darauf hingewiesen; es sind dies die Verbindungen zwischen den lateralen und medialen Ästen der Zehenseitenarterien, also Anastomosen zwischen den Aa. pulvinare, den dorsalen und volaren Kronarterien, den Kronwulstarterien, das große aus dem Zusammenfluß der beiden Zehenseitenarterien entstandene Ringgefäß, der Arcus terminalis, sowie am weitesten distal gelegen der Bogen der Sohlenrandarterie (Abb. 1 c, e, e', d', i und l). Hierzu kommt das aus diesen Zweigen der Zehenseitenarterien gespeiste grobmaschige s u b k u t a n e Arteriennetz, das aus ihm sich nach der Oberfläche hin entwickelnde allseitig geschlossene feinmaschige k o r i a l e und s u b p a p i l l ä r e Netz von Arterien mit den von hier entspringenden Aa. papillares bzw. laminares. Schließlich bilden die subepithelialen Kapillaren ein supra- und interpapillär gelegenes, geschlossenes feinmaschiges Gefäßnetz. So wird also dies flächenhaft ausgebreitete Hautorgan von mehreren Lagen aus der Tiefe nach der



Oberfläche hin immer feiner werdenden, kontinuierlich über das ganze Organ sich erstreckenden Anastomosennetzen von Arterien versorgt. Der Weg aller dieser Arterien führt dabei durch die verschiedenen, mechanisch außerordentlich stark in Anspruch genommenen Schichten der Hufhaut bis dicht unter die in reger Tätigkeit befindliche Epidermis. Diese Schichten — Subkutis und Korium mit Stratum reticulare und Stratum papillare — bestehen aus einem ihrer mechanischen Beanspruchung und damit den konstruktiven Erfordernissen angepaßten Raumnetz von kollagenen und elastischen Faserbündeln (s. a. Bruhnke, Findeisen u. a.). In dieses bindegewebige Raumnetz ist nach meinen Feststellungen das mehrschichtige Netz der Arterien derart eingebaut, daß eine Beeinträchtigung dieser Gefäße durch mechanische Kräfte nicht erfolgen kann, und daß so die Zirkulation vor allem durch die starke Netzbildung in den oberen Schichten des Koriums, unabhängig von dessen mechanischer Funktion, jederzeit störungsfrei abläuft.

Wie weitgehend auch bei krankhaften Zwischenfällen die arterielle Blutversorgung des Hufes infolge der zahlreichen Anastomosen gesichert ist, beweist ein Befund, den ich erstmalig erheben konnte. Wenn es sich dabei auch um ein pathologisches Geschehen handelt, so sei diese Beobachtung, ohne auf die Pathogenese dieser Fälle einzugehen, gleichsam als Naturexperiment hier mitgeteilt. Wie eingangs beschrieben, wurde die Injektion der Arterien des Hufes in Höhe des Fesselgelenkes in die Zehenseitenarterien proximal des Ursprungs der dorsalen Fesselarterie vorgenommen. An 5 von meinen 35 Injektionspräparaten des Hufes, also einem hohen Prozentsatz, fand sich an Stelle der sonst umfangreichen Zehenseitenarterie einer Seite ein drehrunder, derber, solider Strang, der nach seinem Zusammenhang mit der A. mtc. vol. supf. und seinem weiteren Verlauf die eine Zehenseitenarterie sein mußte. Ein Gefäßlumen war an der üblichen Injektionsstelle auf dem Querschnitt nicht sichtbar. An diesen Präparaten wurde die Injektion an der gegenüberliegenden Zehenseitenarterie vorgenommen, mit dem Erfolg, daß auch in diesen Fällen sich die Arterien des gesamten Hufes vollständig ohne Abweichung in Form, Stärke und Dichte darstellen ließen. Nur das in Frage stehende Stück der veränderten Zehenseitenarterie konnte auch durch starken Injektionsdruck nicht durchgängig gemacht werden. Die Abb. 10 a, b und c entstammen Schnitten aus etwa 1 cm ausein-

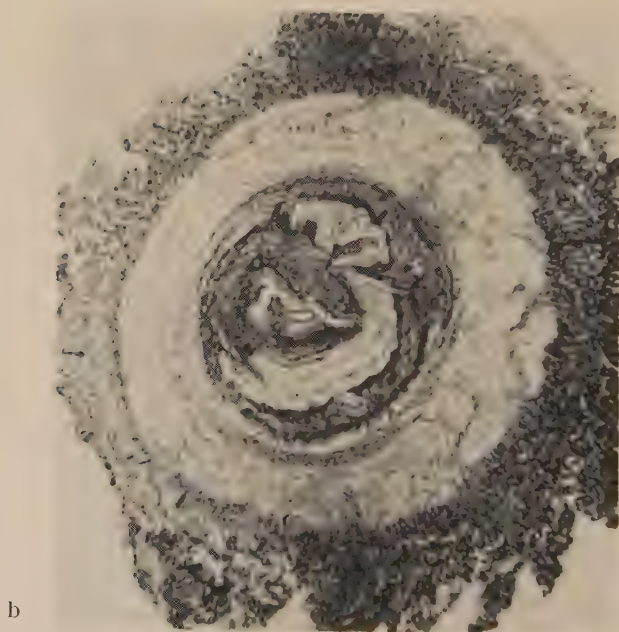
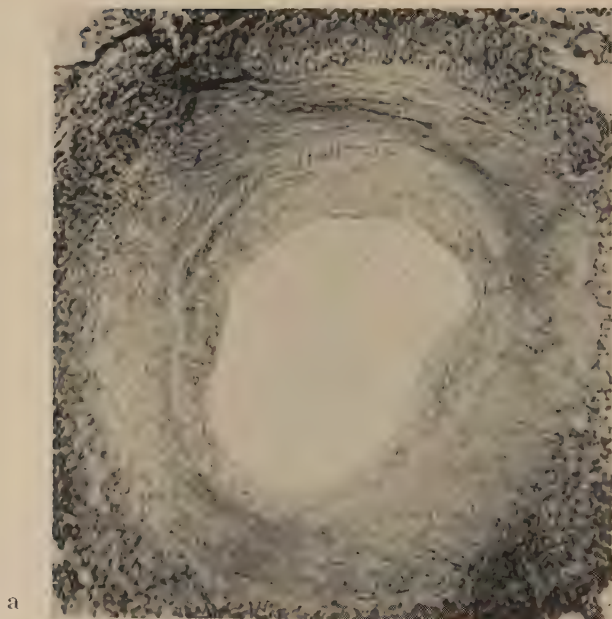
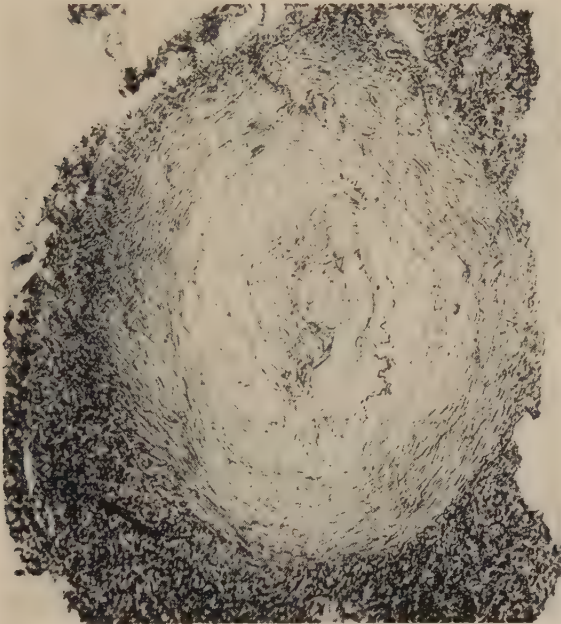


Abb. 10 a, b u. c. Querschnitte mit ca. 1 cm Abstand durch eine veränderte Zehenseitenarterie.  
a verdickte Intima, b Lichtung stark eingeengt, c Lichtung völlig verschlossen. Größe 30:1

anderliegenden Stücken einer so veränderten Zehenseitenarterie. Es handelt sich um eine Veränderung der Intima dieser Arterien mit starker Verdickung derselben bis zum vollständigen Verschluß des Gefäßes. Trotz der vollständigen Obliteration der einen Zehenseitenarterie waren an dem Huf selbst keine Veränderungen fest-



zustellen. Diese Befunde beweisen also nochmals, wie selbst bei vollständiger Dauerunterbrechung der einen Zehenseitenarterie die Zirkulation des Hufes im ganzen doch völlig intakt bleibt. Es sind eben, durch die geschilderte Art der arteriellen Versorgung dieses baulich und funktionell so hoch spezialisierten Organes, zur Sicherstellung der arteriellen Versorgung alle Vorkehrungen getroffen.

#### B. Venensystem des Hufes

Die an ihrem Ursprung sinusartig erweiterten und geflechtartig miteinander verbundenen Kronwulstvenen (Abb. 3—5 d''', d° und +) spalten sich am proximalen Rand des Saum-Kronsegmentes nach distal hin in eine oberflächliche und eine tiefe Gefäßlage. Diese bilden zwei nur an einzelnen Stellen miteinander in Verbindung stehende Netze, die beide in der Subkutis liegen (Abb. 3

und 4 e). In diesem durch ein mächtiges subkutanes Polster, Saum-Kronpolster, charakterisierten Hufsegment sind also ein oberflächliches und ein tiefes subkutanes Venennetz zu unterscheiden. Beide Venennetze sind proximal noch grobästig. Aus diesen groben Ästen entstehen dann unter weiterer Aufspaltung ganz unvermittelt auffallend enge Zweige, die zu einem feinmaschigen Gefäßnetz verbunden sind. Besonders dicht wird dies feine Venengeflecht da, wo diese beiden Netze am distalen Rand des Kronwulstes sich wieder vereinigen, um hier mit dem distal anschließenden Venennetz des Wandsegmentes in Verbindung zu treten (f). An der Grenze zwischen den Venengeflechten dieser benachbarten Hufhautsegmente liegt auch der proximale Rand des Hufbeins und damit auch das Hufgelenk. Während die Maschen der beiden subkutanen Netze im Bereiche des Saum-Kronwulstes proximal-distal längliche Form haben, sind sie in jenem Grenzbereich polygonal.

Wie S. 585 beschrieben wurde, ziehen die als Binnenvenen bezeichneten Äste des an der Innenfläche des Hufknorpels liegenden Venengeflechtes gruppenweise von außen nach innen folgend in die Haut von Wand, Sohle, Eckstrebe und Ballen-Strahl. Die drei bis vier am weitesten außen gelegenen und zur Wand hinziehenden Äste (g) durchbohren den Hufknorpel in der Nähe seines distalen Randes und vereinigen sich am Sohlenwinkel zur Sohlenrandvene (Abb. 3 und 4 h, 4 A a). Diese sog. Sohlenrandvene stellt ein Sammelgefäß innerhalb der subkutanen Venennetze dar. Sie ist kein einheitlicher Gefäßschlauch; sie hat vielmehr die Gestalt einer Strickleiter, deren meist längliche Glieder nach Form und Größe unterschiedlich sind. Dieses vielfach gegliederte Gefäß liegt einige Millimeter vom Sohlenrand des Hufbeins parallel diesem und der weiter innen liegenden Sohlenrandarterie in jener Gegend, wo Hufwand und Sohle aufeinander treffen. Sie entläßt in ihrer ganzen Ausdehnung in dichter Folge nach proximal Äste, die zur Medianlinie und untereinander nahezu parallel in gestrecktem Verlauf kronwärts ziehen. Sie sind an ihrem Ursprung sehr kräftig, tauschen Seitenzweige aus und bilden so zunächst ein disto-proximal gerichtetes langmaschiges Netz (Abb. 3 und 4 i). Allmählich feiner werdend lösen sie sich vor dem Übergang des Wandsegmentes in das Kronsegment in ein feinmaschiges polygonales Netz auf, das hier Anschluß an die Venen des Kronwulstgeflechtes findet (f). Das langmaschig grobe, distal gelegene und das polygonalmaschig feine, proximal liegende Venennetz stellen zusammen das subkutane



Venennetz des Wandsegmentes dar. Sohlenwärts gibt die Sohlenrandvene ebenso zahlreiche Zweige ab, die nach kurzem Verlauf sich mit benachbarten Zweigen zu einem polygonalmaschigen Netz verbinden (Abb. 4 A). Auch in diesem Netz nimmt die Stärke der Äste strahl- und eckstrebenwärts in auffallender Weise ab, und es verbindet sich mit dem auch hier feinmaschigen subkutanen Venennetz von Eckstrebe und dem oberflächlichen subkutanen Netz von Ballen und Strahl, Tatsachen, die diesem subkutanen Venennetz der Sohle ebenso zukommen, wie dies für das Venennetz des Wandsegmentes an dessen Grenze zum Saum-Kronsegment in gleicher Weise festgestellt wurde.

Unter den als Binnenvenen bezeichneten Ästen des Geflechtes an der Innenfläche des Hufknorpels bleiben endlich noch jene zu beschreiben, die zur Haut der Eckstrebe und ganz innen diejenigen, die zum Ballen-Strahlsegment hinziehen (Abb. 7 x). Die zur Eckstrebenhaut ziehenden Äste bilden hier das subkutane Venennetz. Die zum Ballen-Strahlsegment gehörenden am weitesten fußachsenwärts liegenden Äste liefern mit ihren endständigen Verzweigungen das ebenfalls flächenhaft ausgebreitete, koriumseitige, subkutane Ballen-Strahlnetz; dieses wird volar durch Endaufzweigungen der Ballenvene vervollständigt. Auf dem Wege zu ihrer Endaufzweigung entlassen diese am weitesten innen liegenden Ballen-Strahläste kleine Zweige, die im volaren Bereich ein aus feinsten Venen und Kapillaren bestehendes Raumnetz bilden (Abb. 6 i). Strahlspitzenwärts gliedert sich dieses Raumnetz in zahlreiche Schichten. Es handelt sich hier um das tiefe subkutane Venennetz der Ballen-Strahlhaut, während das erstbeschriebene, aus den Endzweigen hervorgegangene flächenhafte Netz, als oberflächliches subkutanes Ballen-Strahlnetz zu bezeichnen ist. Die Füllung dieses tiefen Netzes erfolgt erst nach vollkommener Injektion aller Venen unter entsprechend hohem und anhaltendem Injektionsdruck. Wie bei den Arterien finden sich auch hier periglanduläre Kapillarnester um die Ballen- und Strahlrüsen.

Nachdem nunmehr die subkutanen Venennetze in den einzelnen Segmenten der Hufhaut beschrieben wurden, ist festzustellen, daß diese sich ihrem Ursprung gemäß in zwei Systeme gliedern:

1. Das doppelschichtige Venennetz des Saum-Kronsegmentes, das aus den Kronwulstvenen entsteht.
2. Die aus den Binnenvenen gespeisten Venennetze. Hierzu gehören das Venennetz des Wand- und des Sohlensegmentes als Ab-

kömlinge der Sohlenrandvene und die Netze des Eckstreben- und Ballen-Strahlsegmentes aus den gleichbenannten Ästen der Binnenvenen entstehend. Hierbei ist nochmals hervorzuheben, daß das Ballen- und Strahlsegment, ähnlich dem auch durch ein starkes Subkutispolster charakterisierten Saum-Kronsegmentes ebenfalls ein doppelschichtiges subkutanes Venennetz enthält.

Aus diesen subkutanen bzw. oberflächlich subkutanen Venennetzen entstehen in gleicher Weise, wie für die Arterien beschrieben, die tiefen korialen und oberflächlich korialen bzw. subpapillären Venennetze (vgl. Abb. 8). Aus letzteren entspringen die Papillärvenen für die papillenträgenden Segmente bzw. die Blättchenvenen für das Wandsegment. Auch die Aufzweigung dieser Endgefäße entspricht der der Arterien. Auch hier also wieder die schichtweise Anordnung in mehrere, nach der Oberfläche der Hufhaut immer feiner werdende Geflechte, damit dann aus den oberflächlich gelegenen feinmaschigen Venennetzen die Gefäße in die Papillen bzw. Blättchen unmittelbar eintreten können.

### C. Gefäßsystem des Huf- und Strahlbeines

Zur Erkennung der Gefäßversorgung des Zehenendorganes des Pferdes ist es notwendig, neben den Gefäßverhältnissen der Hufhaut auch die in den zentral gelegenen Skeletteilen zu ermitteln. *Storch*, dem es als erstem (1894) gelang, mit Hilfe von Celluloidlösungen Korrosionspräparate der Venengeflechte des Hufes herzustellen, unterscheidet neben den Geflechten der Hufhaut auch solche des Hufbeins. Auch *A. Zimmermann* hat, wie aus einer kurzen Bemerkung hervorgeht, durch eigene Untersuchungen das gleiche festgestellt. Bei der Gefäßinjektion nach meinem Verfahren habe ich immer wieder die Erfahrung gemacht, daß sich zunächst alle Venengeflechte der Hufhaut füllen. Erst wenn diese Venengeflechte bei strotzender Füllung unter hohem Druck stehen, ist es möglich, durch weitere Anwendung hohen und anhaltenden Injektionsdruckes allmählich auch die Venengeflechte der Knochen, und zwar nicht nur die des Hufbeins, sondern in gleicher Weise auch die des Strahlbeins zu füllen (Abb. 6k). Selbst die Venen des Kron- und Fesselbeins waren in einigen Fällen injiziert. Den gleichen Effekt erzielt man auch, wenn man entsprechende Mengen von Plastoid unter anhaltendem Druck in die Arterien injiziert.

Hierbei füllen sich die Gefäßnetze der Knochen von den Arterien aus auf dem Umweg über die subkutanen Wandvenennetze oder aber, was ich nur in einem Fall beobachtet habe, auf direktem Wege über die Kapillaren der Knochen.

Die Gefäße von Huf- und Strahlbein bilden ein dichtes Geflecht, das entsprechend der größeren Neigung der Venen zur Geflechtbildung vorwiegend aus solchen Anteilen besteht. Es gliedert sich wie das Maschenwerk der Spongiosa, so daß Spongiosabälkchen und Venengeflecht zwei ineinander gefügte Raumnetze darstellen. Auch die Rindenschicht der Knochen wird von einem entsprechend feinmaschigen in seiner Form der Struktur dieser Knochenschicht folgenden Gefäßgeflecht durchsetzt. So wird an vollständig gelungenen Injektionspräparaten sowohl die äußere Form als auch die innere Struktur von Huf- und Strahlbein durch die Gefäße naturgetreu wiedergegeben. Das gleiche Bild übrigens ergibt sich bei gelungener Injektion auch für die Venen von Spongiosa und Kompakta des Kronbeins, ja selbst für die des Fesselbeins. Auch hier sind Venengeflechte vorhanden, die der Struktur von Spongiosa und Kompakta entsprechende Raumnetze bilden. Das für das Hufbein von Storch und Zimmermann Gesagte ist, wie bisher angenommen wurde, nicht typisch für diese Knochen allein, sondern das geschilderte Verhalten der Gefäße ist allen gleich oder ähnlich gebauten Knochen eigen. Deshalb dürfte Lechners Ansicht nicht zutreffen, derzufolge das Venensystem des Klauenbeins besonders gut bei kleinen Wiederkäuern, dagegen nur spärlich bei allen übrigen Klauentieren entwickelt sei. Die unterschiedlichen Befunde in der Ausbildung des Gefäßsystems des dritten Zehengliedes führe ich auf seine schwierige Darstellbarkeit zurück. Man darf aus der Tatsache, daß bei der Herstellung von Gefäßkorrosionen des Zehenendorganes die Gefäße der Knochen nur mäßig oder gar nicht injiziert sind, nicht ohne weiteres Schlüsse auf die Beschaffenheit ihrer Gefäßplexus ziehen. Man muß die Injektionsmethodik kritisch berücksichtigen. So fand ich z. B. an hier vorliegenden, nach der Storchschen Methode hergestellten Korrosionspräparaten der Vene des Zehenendorganes des Pferdes in keinem Fall eine Injektion der Gefäßplexus des Hufbeins. Selbst die Gefäßnetze des Hufkissens waren nicht injiziert.

Das Geflecht des Huf- und Strahlbeins wird gespeist aus Venen, die aus dem Arcus venosus terminalis herkommen. Zahlreiche über die gesamte Wandfläche des Hufbeins verteilte kleine Venen stellen.

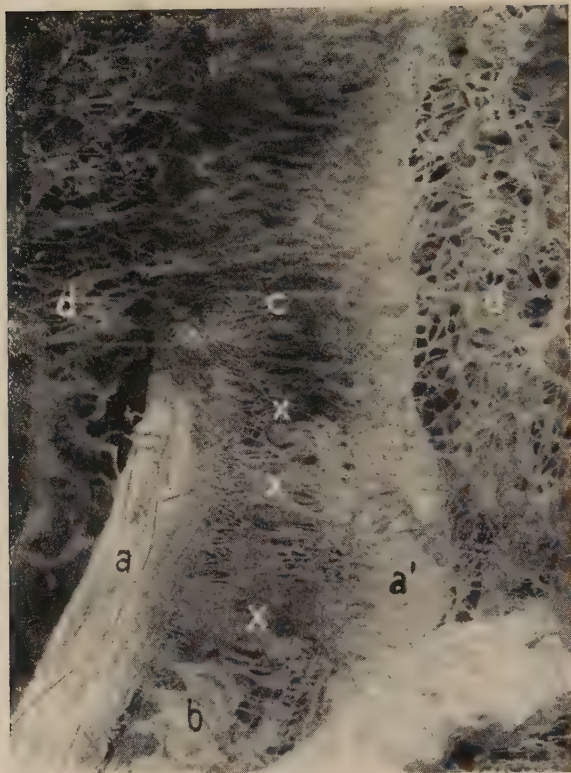


Abb. 11. Gefäße aus dem Hufbeinkanal

a u. a' Venen, dazwischen in der Tiefe Arterie (b), × zartes Geflecht von Vene zu Vene die Arterie verdeckend, d darin kleine Venensäekchen (s. Abb. 12 u. 13), d Venengeflecht des Hufbeins. Größe 6 : 1

in dieses eindringend, die Verbindung zwischen den Venen der Hufhaut des Wandsegmentes und den Gefäßplexus des Knochens her. Größere, vom Wandgeflecht herkommende Venen ziehen dagegen, ohne mit den Gefäßplexus des Hufbeins in Verbindung zu treten, durch das Hufbein direkt in den Arcus terminalis venosus. Sie entsprechen den dorsalen Wandarterien und sind somit als dorsale Wandvenen zu bezeichnen. Wobei rückblickend festgestellt sei, daß seitliche und trachtenwärtige Wandvenen fehlen.

Erwähnenswert scheint mir die Tatsache zu sein, daß die Venen des Hufbeins um die Arterien des Arcus terminalis und um diesen selbst Netze bilden. Besonders deutlich zeigt dies ein in Abb. 11 wiedergegebenes Korrosionspräparat. Es stellt einen Abschnitt der Gefäße im Hufbeinkanal dar. Zwischen zwei Begleitvenen (a und a') liegt die entsprechende Arterie (b). Sie ist der Sicht durch ein



sich zwischen den großen Venenästen ausspannendes, engmaschiges Venennetz (c) entzogen, das die Arterie auch in ihrem weiteren Verlauf wie ein feines Gespinnst umgibt. Einzelne dieser feinen Venen erweitern sich stellenweise von ca. 80—120  $\mu$  auf 250—350  $\mu$

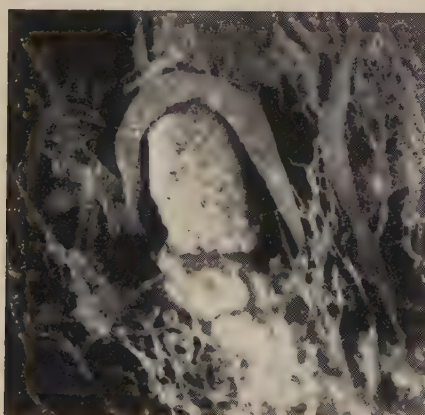
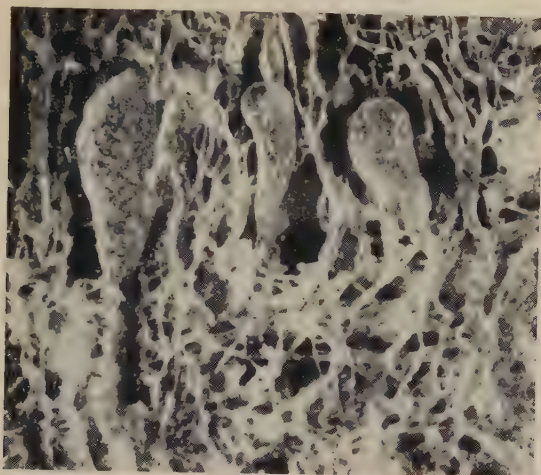


Abb. 12 u. 13. Kolbenförmige Venensäckchen (Teilvergrößerung aus Abb. 11x). Größe 24:1

zu Lakunen oder Säckchen von kolben- oder hufeisenförmiger Gestalt (Abb. 11 x, 12 und 13). Ein Vergleich dieser Abbildungen der Arterie und Begleitvenen umspinnenden feinen Gefäßnetze mit den Bildern, die v. Lanz von den Fasersystemen der bindegewebigen Gefäßscheide gibt, zeigt erstaunliche Ähnlichkeit beider Strukturen. Nach diesem Befund erscheint es mir wahrscheinlich,

daß die zur Koppelung von Venen mit Arterien so wichtigen bindegewebigen Gefäßscheiden auch anderwärts im Körper zu einem guten Teil solche oben geschilderte, feine, bisher noch nicht beschriebene Venennetze enthalten. Die Koppelung von Arterien mit Venen wird von v. Lanz und seinen Schülern so gedeutet, daß durch sie der Puls der Schlagadern fördernd auf den Rückstrom des Blutes in den Venen wirkt. Durch die von mir dargestellten aus einem Netz feiner Venen bestehenden Gefäßscheiden der Arterien kommt

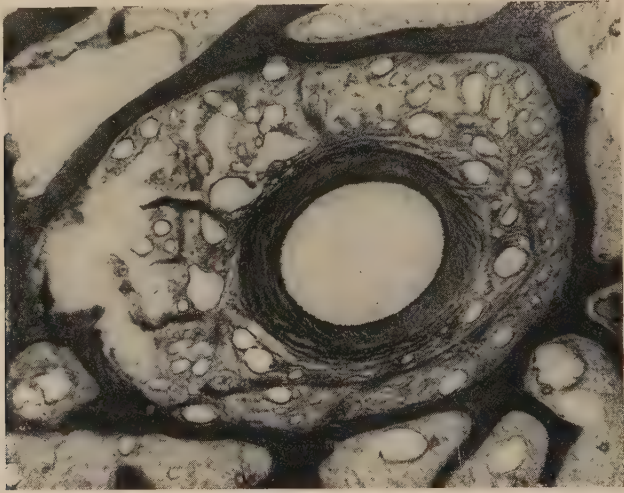


Abb. 14. Arterie aus dem Hufbein von einem dichten Venengeflecht umgeben in einem Knochenkanal liegend. Größe 24:1

zwischen Schlagadern und Venen ein noch innigerer Kontakt zustande, und es ist durchaus denkbar, daß die arterielle Pulsation den Rückstrom des venösen Blutes so noch besser fördern kann. Besonders nachhaltig kann diese Wirkung an den Gefäßen gerade des Hufbeines sein, wo die Arterien mit ihren Venen in engen Knochenkanälchen verlaufen und dadurch die gegenseitige Beeinflussung in obigem Sinn noch eher möglich erscheint (Abb. 14). Besonders zweckmäßig erscheint diese Einrichtung gerade hier am distalsten Abschnitt des Gefäßsystems.

Zum Bau der Venen des Hufbeines ist kurz zu sagen, daß sie bei einer durchschnittlichen Weite von 120—140  $\mu$  nur aus einem einfachen Endothelrohr bestehen. Sie sind klappenlos und liegen in den erheblich weiteren Räumen der Spongiosa und sind in das die Hohlräume vollkommen ausfüllende Fettmark eingebettet

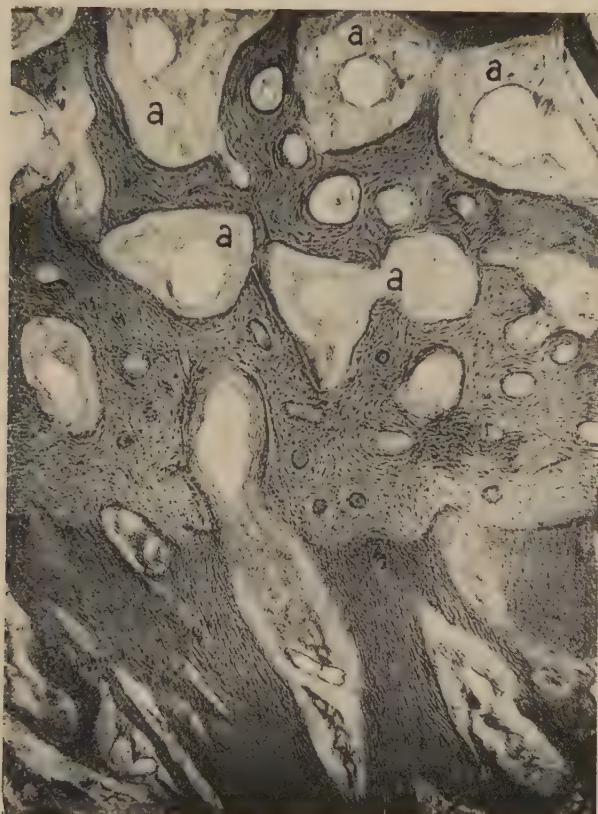


Abb. 15. Horizontalschnitt durch den Wandabschnitt des Hufbeins mit Stratum periostale der Hufhaut. Oberes Drittel des Bildes Spongiosa mit Venen des Hufbeingeflechtes, mittleres Drittel Compacta, unteres Drittel Stratum periostale. In diesem Wandvenengeflecht mit Hufbeingeflecht verbindendes Gefäß. GröÙe 60 : 1

(Abb. 15 a). In anderen Hohlräumen umhüllt dagegen ein zartes, aus spindel- oder sternförmigen Bindegewebszellen bestehendes Netz die Venen.

## VI. Besondere Einrichtungen und Feinbau der BlutgefäÙe des Hufes

Zur Deutung des Kreislaufgeschehens im Zehenendorgan ist es notwendig, die von mir bisher teils neu erhobenen Befunde durch Untersuchungen der BlutgefäÙe auf das Vorkommen besonderer Einrichtungen sowie auf ihren Feinbau hin zu ergänzen. Eine ganz besondere Bedeutung kommt hierbei der Frage zu, ob in den Hufvenen Klappen vorhanden sind.



### A. Zur Frage der Klappen in den Venen des Hufes

Darüber, daß die Venen des Pferdehufes keine Klappen besitzen, herrscht in der weit zurückreichenden einschlägigen Literatur auffallende Übereinstimmung. So ist in allen veterinär-anatomischen Lehr- und Handbüchern sowie in diesbezüglichen Einzelarbeiten diese Behauptung traditionell geworden. Sie ist in den meisten Fällen offensichtlich von früheren Autoren kritiklos übernommen oder entstammt zum geringeren Teil eigenen Beobachtungen. Übereinstimmend wird festgestellt, daß die im Hornschuh eingeschlossenen Venen keine Klappen besitzen, und daß die letzten Klappen sich in dem außerhalb des Hornschuhes liegenden Abschnitt der Zehenseitenvenen vorfinden. Um eine vollständige Injektion der Venen des Hufes zu erzielen, muß man — so wird allgemein angegeben — diese letzten außerhalb des Hornschuhes liegenden Venenklappen durchstoßen (v. Sußdorf, Ackerknecht, Krüger u. a.), um damit alle Venen des Hufes für die Injektionsmasse in zentrifugaler Richtung wegsam zu machen. Diese Behauptung erscheint mir um so eigenartiger, als die strömungsmechanisch so bedeutsamen Klappen ja gerade in den steil absteigenden Venen der Extremitäten in besonders dichter Folge stehen; je weiter distal um so dichter. Denn gerade in den Venen des Hufes, aus denen nach bisheriger Meinung der Abfluß des Blutes besonders erschwert ist, müßte die strömungsregulierende Einrichtung der Klappen doch gerade erst recht vorhanden sein. Es sei hier schon bemerkt, daß ich entgegen der bisherigen Anschauung mit Hilfe der eingangs beschriebenen Untersuchungstechnik auch in den vom Hornschuh eingeschlossenen Venen des Pferdehufes einwandfrei Klappen nachweisen konnte.

Lechner hat sich 1934 als letzter mit der Blutversorgung des Zehenendorganes der Paarzeher und des Pferdes befaßt und die diesbezügliche Literatur vollständig berücksichtigt. Sein besonderes Augenmerk widmete er dabei auch dem Vorkommen von Klappen, in jenen vom Hornschuh eingeschlossenen Venen des Zehenendorganes der Huf- und Klauentiere. Er kommt dabei zu folgenden Feststellungen: „Ein verkehrt proportionales Verhalten findet sich hinsichtlich der Masse der epidermoidalen Gebilde und der Zahl und Stärke der Venenklappen im Bereich der unteren Extremitätenanteile. Wo der Klauenschuh kleiner wird, nimmt die Zahl und Stärke der Venenklappen beträchtlich zu.“ „Während wir beim Pferd die letzten Venenklappen nur wenig distal vom



Fesselgelenk, also unmittelbar vor der Endaufteilung der Zehenvenen vorfinden und an den Aufteilungsästen ganz vereinzelte schwache Klappen durch den Injektionsdruck leicht überwunden werden können, finden wir bei den Klauentieren (vielleicht infolge Fehlens des Hufknorpels) diese bis zum Klauenschuh selbst. In einigen Präparaten zeigten sich solche unter dem Kronenwulst.“ Lechner stellt dann eine bauliche Vervollkommnung des Zehenendorganes, besonders im Hinblick auf den Hornschuh von der Penta- über die Di- zur Monodaktylie fest. Am Ende dieser Stufenreihe steht der Pferdehuf. Hiermit im Zusammenhang schreibt er weiter: „Zwischen der qualitativen und der quantitativen Ausbildung der Venennetze und den Artmerkmalen des betreffenden Zehenendorganes besteht also ein direktes Proportionsverhältnis. Umgekehrt wird dieses aber, wenn wir uns eine Stufenfolge bezüglich der Klappenanzahl aufstellen. Diese führt uns dann von größerer Klappenanzahl bei mehrzehigen Extremitätenformen mit geringerer Verhornung der Zehenenden nahezu bis zur Klappenlosigkeit des Pferdehufes. Bei welchem ja die verhornte Epidermis nicht nur als bloßes Schutzorgan anzusehen ist, sondern zu einem mechanisch und dynamisch hochmodifizierten Funktionsteil umgewandelt ist.“ „Jedenfalls steht die Masse der epidermoidalen Hartgebilde im Bereiche des Zehenendorganes und die Klappenanzahl der Zehenvenen in verkehrt proportionaler Beziehung zueinander, während zwischen Venennetzen und Zehenendorgan eine gerade Proportion besteht.“ Injektionen von Pferdehufen hat Lechner nicht durchgeführt, sondern seine eigenen Befunde .... mit den bereits bekannten analogen Gefäßen des Pferdes und des Menschen in vergleichende Beziehung gebracht.“ Er nimmt also nicht nur wie seine Vorgänger die Klappenlosigkeit der Venen im Pferdehuf als Faktum, sondern stellt dann anschließend eine Entwicklungsreihe innerhalb der Gruppe der Paar- und Unpaarzehiger bezüglich der Quantität der Venenklappen auf, in der dann einmal mehr „... das Pferd am Ende dieser Reihe steht“.

Ich hatte vorhin schon bemerkt, daß die bisherige Anschauung von der Klappenlosigkeit der Venen des Pferdehufes selbst für jene vom Hornschuh eingeschlossenen nicht zu Recht besteht. Dieses soll nunmehr bewiesen werden. Die vollständige Injektion der Venen des Hufes in zentrifugaler Richtung gelingt, wie eingangs schon erwähnt, selbst mit dem außerordentlich leicht gleitenden Plastoid nur unter anhaltendem, über längere Zeit hinaus

ausgedehnten Injektionsdruck. Dabei brauchen dann aber die Klappen der Zehenseitenvene und ihre Äste vorher nicht durchstoßen zu werden. Es füllen sich bei dieser Technik besonders dann, wenn die Präparate vorher einige Tage im Kühlraum aufbewahrt wurden, die aufgezeigten subkutanen Venennetze der Hufhaut einschließlich jener stark ausgebildeten des Hufkissens



Abb. 16. Plastoid-Korrosion einer Vene mit Klappe aus dem Hufkissen. Zwickelförmige Kerbe = Klappensegel, taschenförmige Vorwölbung = Klappensinus. Größe 3:1. Photo

sowie die feineren epithelwärtigen Hautvenennetze zugleich mit den Venengeflechten des Huf- und Strahlbeins. Der Erfolg einer solchen Injektion unter anhaltendem starken Druck ist dann auch die absolut naturgetreue Wiedergabe des Innenreliefs der injizierten Venen bis zu mikroskopisch feinen Einzelheiten. Diese werden von dem Plastoidausguß als Negativ der Gefäße genauestens wiedergegeben.

So konnte ich zunächst an zahlreichen großen und kleinen Ästen z. B. der Binnenvenen des Hufes, die mit dem Plastoid vollständig injiziert waren, V- oder zwickelförmige Einkerbungen feststellen (Abb. 16). Diese Kerben waren jeweils von zwei taschenförmigen Vorbuchten der Venenwand flankiert. Es gab aber oft auch Fälle,

wo die Injektionsmasse durch einen Widerstand im Gefäßlumen am weiteren Vordringen plötzlich behindert worden war. Ein solches unvollständig injiziertes Venengebiet sieht dann so aus, daß einer zunächst gut injizierten größeren Vene eine Reihe stummelförmiger Venen aufsitzen, deren Enden knospenartig aufgetrieben sind und eine spitzwinklig in die Auftreibung hineinragende Kerbe tragen (Abb. 17 a). Manchmal dringt dann aus dieser Kerbe eine Spur von Plastoid in Richtung der nicht mehr injizierten Fortsetzung des Venenastes hervor (b). Bei diesen Gebilden handelt es sich um die Wiedergabe von Venenklappen im Negativabguß. Da, wo die Vene in ihrem ganzen Verlauf injiziert ist, sei es, daß durch den anhaltenden Injektionsdruck das Gefäßlumen übermäßig erweitert und dadurch die Klappe insuffizient wurde, sei es, daß durch das Einstromen von Plastoid von einer benachbarten Vene in zentripetaler Richtung eine vollständige Füllung dieses Venenabschnittes zustande gekommen ist, entsprechen den beschriebenen spitzwinkligen Einkerbungen eine geschlossene zweizipfelige Klappe mit zentrifugal gelegenen Ansatz und zentripetal liegenden freien Lippen. Die zwei die Klappen seitlich flankierenden Vorwölbungen der Venenwand entsprechen dem Klappensinus (Abb. 16). Da, wo eine vollständig schließende Venenklappe sich dem Plastoid entgegengestellt hat, ergeben sich infolge dieses Verschlusses jene knospenartigen, stummelförmigen Auftreibungen (Klappensinus) mit dem dazwischenliegenden Abguß der zentripetalen Flächen der geschlossenen zweizipfeligen Klappe (zwickelförmiger Ausschnitt zwischen den Sinus) (Abb. 17 a). Diese durch Plastoidausguß darstellbaren Venenklappen reichen stellenweise bis in die kleinsten Venenverzweigungen hinein, so daß sie dann noch bei 10—15facher Lupenvergrößerung an Ausgußpräparaten ermittelt werden können. Selbst in diesen kleinen Ästen stellen diese Klappen vollwirksame Verschlussvorrichtungen jener Gefäße dar.

Wenn damit schon an meinen Korrosionspräparaten der Venen des Hufes, entgegen allen bisherigen Behauptungen, das Vorkommen gut ausgebildeter vollwirksamer Klappen einwandfrei nachgewiesen werden konnte, so wurde ergänzend auch an Schnittserien dieser Befund bestätigt. Es war nunmehr leicht möglich, die Gebiete des Binnenraumes des Hufes an Schnittserien auf das Vorkommen von Venenklappen zu untersuchen, in denen vorher schon am Korrosionspräparat mit der Stereolupe Klappen gesehen worden

waren. Diese Untersuchungen wurden an Präparaten gemacht, die wie einleitend schon beschrieben, in situ durch Formoldurchspülung fixiert waren und deshalb für diese Zwecke besonders gut geeignet waren. In solchen Präparaten fand ich viele Klappen, die in allen Einzelheiten geradezu Schulbeispiele von Venenklappen darstellen (Abb. 18, 19, 20). Es ist daher erstaunlich, daß dieser Irrtum von dem Fehlen der Klappen in den Venen des Hufes aufkommen und sich so lange erhalten konnte. Der Grund hierfür liegt in der Schwierigkeit der Herstellung guter Schnittserien aus irgendeinem Teil dieses Organes und der Unmöglichkeit der Herstellung vollkommener Korrosionspräparate von Gefäßen mit den bisherigen Methoden. Man hat die Tatsache, daß sich mit den bisher bekannten unzulänglichen Injektionsmethoden nur ein Teil der von mir dargestellten Venennetze der Hufhaut bei anhaltendem Injektionsdruck in zentrifugaler Richtung injizieren ließen, fälschlich als Beweis der Klappenlosigkeit aller Hufvenen genommen. Eine kritische Betrachtung der Blutströmung im Huf allerdings hätte die Unvollständigkeit des dargestellten Gefäßsystems sowohl hinsichtlich seiner Aufzweigung als auch der Ausbildung von Venenklappen bereits aufzeigen müssen. So hat denn auch Lechner seine oben zitierte Theorie von der umgekehrten Proportion zwischen der Zahl der Venenklappen und der Dicke der verhornten Epidermis aufstellen können. Da nach meinen Darlegungen weder von einer Klappenarmut noch gar von einer Klappenlosigkeit des Zehenendorganes des Pferdes allgemein die Rede sein kann, entbehrt auch die oben zitierte Anschauung Lechners der Grundlage.

Nach meinen Befunden sind mit Klappen ausgestattet: die Venen des subkutanen Netzes des Kronsegmentes, insbesondere auch jene feinen Verbindungsäste dieses Geflechtes, die den Übergang zwischen diesem und dem distal anschließenden Netz des Wandsegmentes vermitteln. Besonders zahlreich und gut entwickelte Klappen führen die Venen des Hufkissens, ferner die von Gelenken, den Sehnen und Sehnenscheiden sowie den Knochen herkommenden Venen, die Gefäße also, die man nach ihrer Lage und Herkunft als Binnenvenen des Hufes bezeichnen kann. Sehr eigentümlich ist das Vorkommen von Venenklappen in der Sohlenhaut. Hier finden sie sich nämlich in jenen kurzen Venen, die die Verbindung zwischen dem groben subkutanen und dem oberflächlichen feineren korialen Sohlengeflecht herstellen (Abb. 4 A x).



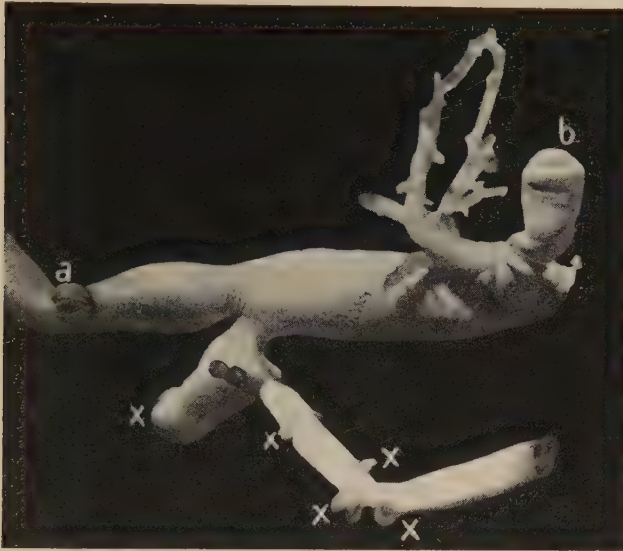


Abb. 17. Plastoid-Korrosion einer verästelten Vene aus dem Hufkissen.  
a Abguß einer geschlossenen Venenklappe, b Abguß einer nicht ganz abgeschlossenen Klappe,  
x zahlreiche geschlossene Klappen an den Einmündungsstellen kleiner Venen. Größe 3:1. Photo

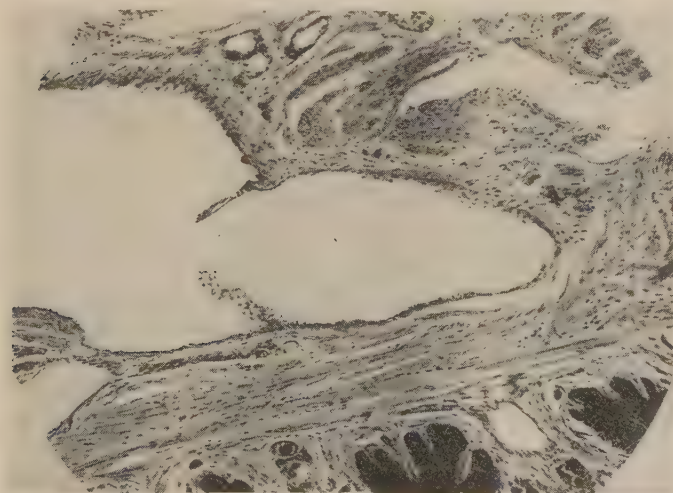


Abb 18. Längsschnitt durch eine Vene mit Klappe aus der Sohlenhaut. Größe 85:1

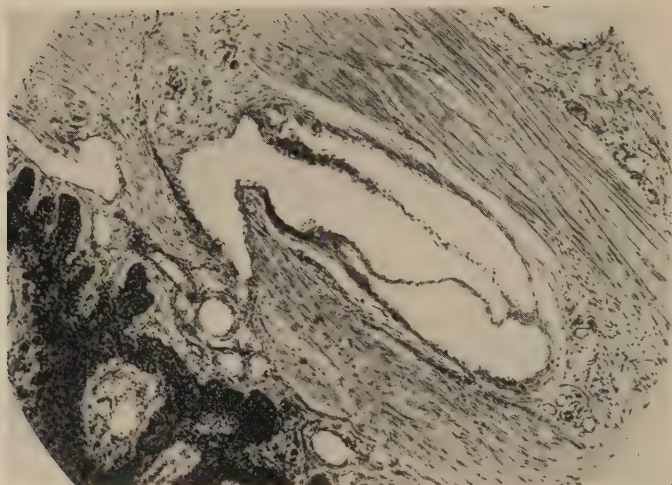


Abb. 19. Schrägschnitt einer Vene mit Klappe aus der Sohlenhaut. GröÙe 85:1



Abb. 20. Querschnitt durch zwei Venen der Haut des Kronsegmentes. Obere Vene mit Klappe, untere Vene ohne Media (Endothelschlauch). GröÙe 40:1

Klappenlos dagegen sind alle in direktem Verlauf in die Sohlenrandvene einmündenden groben Venen des subkutanen Wand- und Sohlengeflechtes, sowie die Sohlenrandvene selbst. Auch konnte ich keine Klappen in jenen vom subkutanen Wandnetz epithelwärts vordringenden Ästen nachweisen. Ferner sind die groben Venen des Geflechtes an der Innenfläche des Hufknorpels klappenlos.

### B. Drosselvenen

Im Zusammenhang mit der Beschreibung der Venen sei weiterhin auf einen eigenartigen Befund hingewiesen, den ich an einer Anzahl meiner Plastoidkorrosionen erheben konnte. Weiter oben hatte ich beschrieben, wie das oberflächliche und tiefe subkutane Venennetz des Kronsegmentes nach distal durch zu einem feinen Netzwerk aufgelösten Zweigen in Höhe des proximalen Randes des Hufbeins mit dem subkutanen Venengeflecht des Wandsegmentes in Verbindung stehen, nach proximal aber zu einem größeren Netz zusammenfließt, um sich am proximalen Rand der Krone ganz unvermittelt in das grobmaschige Geflecht der sinusartig erweiterten Kronwulstvenen zu ergießen. In den kleineren wandsegmentwärts gelegenen Ästen der subkutanen Kronvenennetze, also in jenem auch mit Klappen ausgestatteten Teil des Venennetzes, fand ich zahlreiche, ampullenartige Erweiterungen dieser Venen von z. T. kugeliger, z. T. kurzspindeligter Gestalt (Abb. 21, 22). In manchen Fällen tragen diese Venensäckchen an ihrem zentrifugalen Ende in dieser Richtung auch wirksame gut ausgebildete Klappen (Abb. 21 x). Man findet sie an einem Venenast zu mehreren, wie die Glieder einer kurzen Perlenkette aussehend; sie können aber auch größere Abstände zwischen sich lassen. Diese eigenartigen Gebilde sind besonders schön an den im ganz frischen Zustand injizierten Präparaten zu sehen, dagegen weniger deutlich oder überhaupt nicht vorhanden sind sie an Präparaten, die z. Z. der Injektion bereits einige Tage alt waren. Nach Form und Anordnung stimmen diese ampullenartigen Erweiterungen der Venen des Kronsegmentes mit jenen Bildungen überein, die Zimmermann an den Venen des Dünn- und Dickdarmes des Pferdes und in den Lebervenen des Hundes gesehen und wie Spanner sie neuerdings auch für die Venen der Placenta und der Glandula submaxillaris beschrieben hat. Nach beiden Autoren kommt jene Gliederung der Venen durch an den Schnürstellen gut ausgebildete, wie ein Sphinkter wirkende Ringmuskulatur zu-



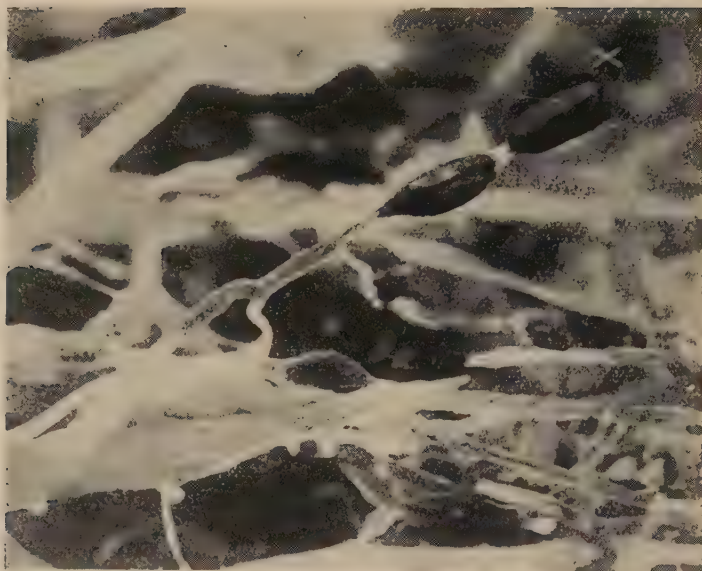


Abb. 21. Drosselvenen aus dem Venengeflecht des Kronwulstes, Venenklappe. Größe 25 : 1. Photo



Abb. 22. Drosselvenen aus dem Venengeflecht des Kronwulstes. Photo. Größe 25 : 1



stande. Spanner hält sie für Absperrvorrichtungen und bezeichnet sie als „Drosselvenen“. Auch er stellt fest, daß bei Injektion nicht ganz frischen Materials die Sphinkteren gedehnt werden und dann die Einschnürungen nicht mehr so deutlich sind. Die Drosselvenen sollen durch Kontraktion ihrer Sphinkteren einen Druckanstieg in dem vorgeschalteten Gefäßgebiet und damit auch in den dazugehörigen Kapillaren hervorrufen. Sie sollen auch als Blutspeicher wirken und zudem mit arteriovenösen Anastomosen

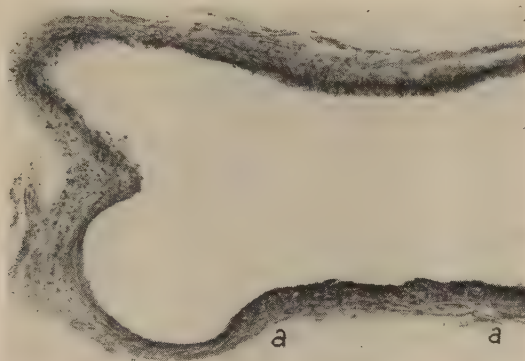


Abb. 23. Drosselvene auf dem Längsschnitt  
a muskulöser Wandabschnitt, Kreismuskulatur (Sphinkter). Größe 70 : 1

in Beziehung stehen können. Schon aus den unterschiedlichen Injektionsergebnissen an frischem und nicht ganz frischem Material kann auf das Vorhandensein kontraktile Elemente in der Wandung dieser Venen geschlossen werden. In ersterem Fall sind jene noch wirksam, und es treten an den Venen die geschilderten Einschnürungen mit den bläschenförmigen Zwischengliedern auf. Oder aber die Sphinkteren sind wie in letzterem Fall nicht mehr wirksam; dann fehlen obige Erscheinungen.

Als Bestätigung der Annahme kontraktile Elemente in diesen Venen konnte ich auch den mikroskopischen Nachweis von Muskulatur in ihrer Wand führen. Zum Unterschied gegenüber allen anderen Venen der Hufhaut finden sich unter dem Endothel dieser Venen zirkulär verlaufende Muskelzellen oft in mehrfacher Lage, ringfaltenförmig nach dem Lumen vorspringend. Besonders deutlich sind diese Muskellagen an Längsschnitten durch die Venenwand zu erkennen (Abb. 23, 24). Diese Ringmuskulatur kann an

den Stellen ihres Vorkommens das Gefäßlumen einengen und dadurch die zwischen zwei solchen Sphinkteren gelegene Strecke des Lumens ampullenartig hervortreten lassen. Auf Grund dieser Befunde können diese so gebauten Venen des Kronwulstes als **Drosselvenen** im Sinne **Spanners** bezeichnet werden. Sie sind demnach in der Lage, den Zufluß des Blutes sowohl aus dem subkutanen Wandnetz als auch aus den epithelwärtigen feineren Netzen des Kronsegmentes aktiv zu drosseln. Die mit ihnen häufig

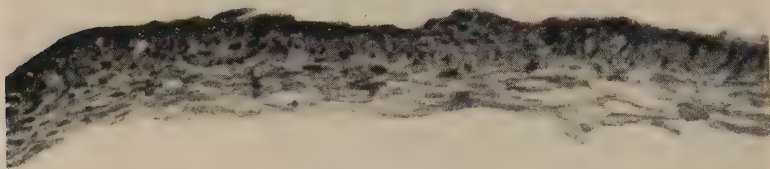


Abb. 24. Ausschnitt aus dem muskulösen Teil der Wandung einer Drosselvene (Längsschnitt, Muskulatur quer). GröÙe 140:1

gemeinsam vorkommenden Klappen verhindern passiv den Rückstrom des Blutes aus dem subkutanen Venennetz der Krone in jene Netze, aus denen der Blutzufuß durch die Drosselvenen aktiv gedrosselt werden kann. Zudem vermögen sie nach ihrer Lage das Abfließen des Blutes aus den subkutanen Netzen des Saum-Kronsegmentes in das durch feine Äste mit ihm verbundene subkutane Wandnetz zu verhindern.

### C. Feinbau der BlutgefäÙe

Zur Ergänzung und Bestätigung meiner an Korrosionspräparaten erhobenen Befunde habe ich weiterhin auch den Feinbau der BlutgefäÙe und die Art ihres Einbaus in die Hufhaut an Schnittserien aus ihren verschiedenen Segmenten untersucht und folgende Ergebnisse erhalten.

Die präkapillären Arterien bestehen aus einem Endothelrohr, dem in dünner Lage zirkulär angeordnete Muskelzellen aufgelagert sind. Die postkapillären Venen lassen jede Muskulatur vermissen. Ihr Endothelrohr wird nur von spärlichen, dünnen, kollagenen und elastischen Fasern umspinnen, die ohne

deutliche Abgrenzung mit dem umliegenden Bindegewebe in Verbindung treten. In allen Segmenten und bindegewebigen Schichten der Hufhaut liegen die präkapillären Arterien und die postkapillären Venen, häufig mit stark geschlängelten Kapillaren zu Nestern vereinigt, in den zwischen derben kollagenen Bündeln freibleibenden Nischen und Lücken in lockeres Bindegewebe eingebettet. In gleicher Weise nehmen auch die früher beschriebenen Netze bildenden und diese miteinander verbindenden Arterien und Venen ihren Weg aus der Tiefe nach der Oberfläche hin, meist durch das

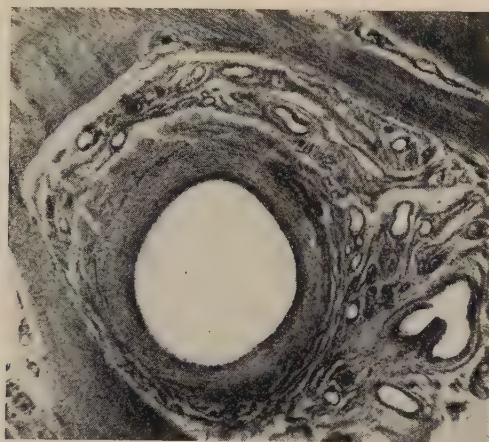


Abb. 25. Arterie der Wandhaut von dichtem Venengeflecht umgeben zwischen straffen Bindegewebsbündeln in lockeres Gewebe eingebettet. Größe 30:1

die derben kollagenen Bündel der verschiedenen Schichten der Hufhaut miteinander verbindende lockere Bindegewebe. Gemeinsam mit ihnen verlaufend, findet man häufig auch mit besonders kräftigen Perineuralscheiden ausgestattete Nerven.

Die an Zahl weit hinter den Venen zurückbleibenden Arterien sind solche von deutlich muskulösem Typ. Eine *Elastica interna* ist auch an den größeren Arterien kaum angedeutet, wie auch die *Media* der elastischen Elemente fast vollständig entbehrt. Diese besteht vielmehr sowohl an größeren als auch an kleineren Arterien fast ausschließlich aus rein zirkulär angeordneter Muskulatur. Die oft sehr fest gefügte *Adventitia* besteht hauptsächlich aus zirkulär, longitudinal und spiralig verlaufenden kollagenen Fasern, die namentlich an den größeren Arterien auch mit elastischen Elementen durchsetzt sind. Sehr auffällig ist es, daß die größeren Arterien

meist von einer großen Zahl z. T. sehr weiter Kapillaren begleitet werden, die, miteinander langgezogene Maschen bildend, die Arterie mit einem Gefäßmantel umgeben. Sie liegen in der äußeren, locker gefügten Schicht der Adventitia (Abb. 25). Diese Beobachtung stimmt mit dem schon an meinen Korrosionspräparaten gemachten völlig überein. An ihnen konnte aber zusätzlich nachgewiesen werden, daß das die Arterien umspinnende Netz von Blutgefäßen aus feinsten Venen bzw. venösen Kapillaren besteht. Ähnliches hat bereits auch Hoyer 1877 für die Arterien der Endphalanx des Kaninchens beschrieben.

Eine weitere besondere Einrichtung fand ich an den Arterien des Strahlpolsters, der Subkutis der Strahlhaut. Die Muskelwand dieser Gefäße ist zweischichtig. Der Ringmuskulatur der Media liegt innen, durch den Verlauf ihrer Fasern von ersterer deutlich abgesetzt, eine kräftig entwickelte Längsmuskelschicht an. Eine deutliche *Elastica interna* fehlt. Die innere Längsmuskulatur ist meist in Form von zwei wulstförmigen Muskelleisten ausgebildet. Diese flankieren im Querschnitt als halbmondförmige Wülste mit außen konvexem Bogen das Gefäßlumen und gehen dann in eine dünne, auch das übrige Gefäßlumen umgebende, ebenfalls longitudinal verlaufende Muskellage über (Abb. 26). Die Längenausdehnung dieser Muskelleisten beträgt mehrere Millimeter. Ihre Muskelzellen zeigen keine baulichen Besonderheiten. Eine Andeutung dafür, daß diese Arterien Beziehungen zu arteriovenösen Anastomosen haben, ist nicht vorhanden, wie auch jede Spur von „epitheloiden Muskelzellen“ fehlt. Somit wären diese Gefäße mit ihren inneren Längsmuskelschichten in die Gruppe der Sperr- bzw. Polsterarterien einzureihen, wie sie bisher von Watzka und anderen in zahlreichen Organen, unter anderem auch in der Subkutis des Menschen gefunden worden sind. Es sind Sperreinrichtungen, die in der Lage sind, die Durchblutung der von diesen Gefäßen versorgten Gegend dem jeweiligen Bedarf anzupassen. Eigenartig erscheint es, daß diese Sperrarterien nach meinen Befunden nur in dem Strahlpolster vorkommen. Nun stehen aber gerade die Arterien dieser Gegend durch zahlreiche Äste mit Zweigen benachbarter Gefäßabschnitte in Anastomose. Es läuft somit das unter pulsatorischem Druck stehende Blut zweier Stromgebiete aus entgegengesetzten Richtungen aufeinander zu. Infolgedessen ist es durchaus denkbar, daß im Interesse einer gleichmäßigen Versorgung dieses Gebietes gerade hier strömungs-



regulierende Einrichtungen in Form von Sperrarterien notwendig sind.

Der Bau der Venen ist variabel, so daß es notwendig erscheint, auch hierauf kurz einzugehen. Die Venen, die in der oben geschilderten Weise in das Bindegewebe eingelagert sind, besitzen eine deutlich ausgebildete Media, die ausschließlich aus kollagenen, mit spärlichen elastischen Elementen durchsetzten Faserbündeln

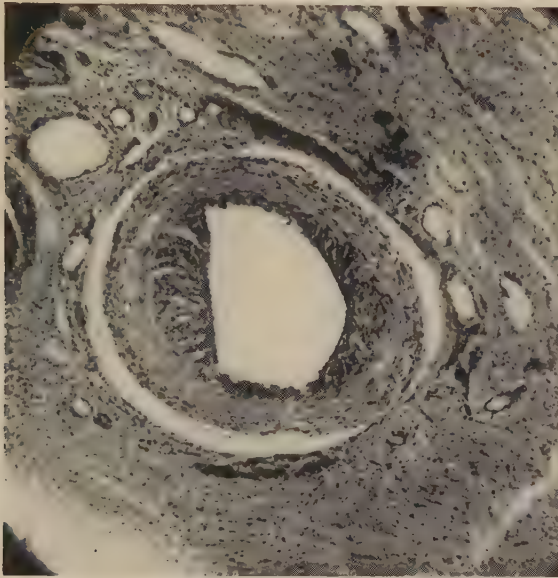


Abb. 26. Polsterarterie aus dem Strahlkissen mit innerer Längs- und äußerer Kreismuskellage.  
Größe 70:1

besteht, in der also keine Muskulatur nachzuweisen ist. Ihr folgt eine locker gefügte Adventitia, die sich im umgebenden lockeren Gewebe verliert. Auch sie werden ähnlich den Arterien häufig von einem Geflecht weiter venöser Kapillaren umgeben. Eine andere Art von Venen, die sich namentlich in der subpapillären Schicht finden, machen auf dem Schnitt den Eindruck von aus dem derben Bindegewebe des Koriums herausgestanzten Löchern. Ohne Media und Adventitia sind sie als einfache Endothelschläuche von erheblicher Weite in das derbe Bindegewebe der Hufhaut fest eingebaut (Abb. 20). Nur durch ihre beträchtliche Weite unterscheiden sich diese Venen von den herkömmlich als Kapillaren bezeichneten Gefäßen, während sie sowohl baulich als auch funktionell diesen

gleichzusetzen sind. Aus diesem Grunde hat man diese Art von Gefäßen in der menschlichen Haut mit einem gewissen Recht auch als „Riesenskapillaren“ bezeichnet.

Eigentümlich sind auch die großen Venen des subkutanen Wandnetzes gebaut. Sie erscheinen als sehr weite, ganz dünnwandige Schläuche. Nur aus wenigen, meist zirkulär verlaufenden Lamellen

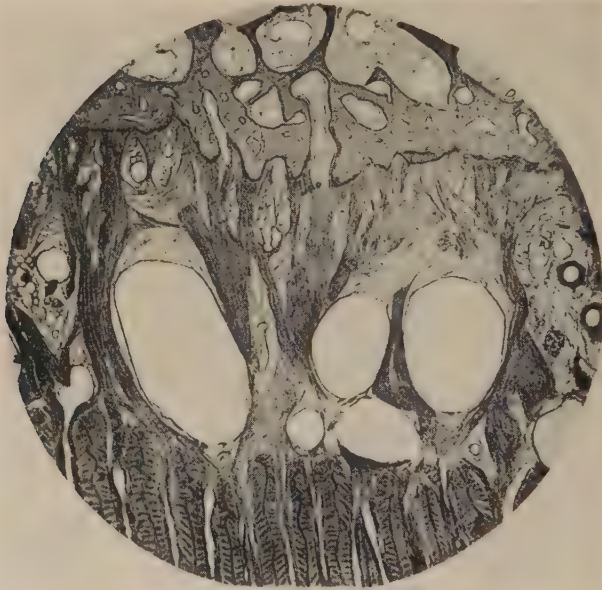


Abb. 27. Horizontalschnitt durch Wandhaut und Hufbein. Hufbein mit Venengeflecht. Zwei die Wandvenen mit Hufbeingeflecht verbindende Gefäße. In der Wandhaut große dünnwandige Venen zwischen derbe kollagene Bündel eingeschlossen, hufbeinwärts von lockerem Gewebe unterpolstert. Größe 15:1

kollagenen Gewebes besteht ihre Media, die durch spärliche feine Bindegewebsfasern an die sie umgebenden derben Bündel der Lederhaut locker angeheftet ist. An ihrer dem Hufbein zugewendeten Seite sind sie dagegen meist von einem aus feinem fibrillären Gewebe bestehenden Polster gegen das derbe Gewebe des Stratum periostale unterlagert. In diesem Polster finden sich oft eine größere Zahl kleinerer Gefäße (Abb. 27). Da diese dünnwandigen geräumigen Venenschläuche die Nischen zwischen den groben Bindegewebsbündeln der Lederhaut vollständig ausfüllen, passen sie sich deren Form und Größe an, und man sieht sie auf dem Querschnitt als unregelmäßig rundliche oder ovale, weit klaffende

Räume. Von dem geschilderten Bau der Venen des Wandnetzes weichen die des Sohlensegmentes insofern ab, als die Adventitia dieser Gefäße meist gut ausgebildet ist und ausgesprochen lamellären Bau zeigt. Besonders auffallend ist dieses Merkmal an den dem Hufbein ganz naheliegenden Venen, die von einer größeren Anzahl konzentrischer Lamellen umgeben werden (Abb. 28).

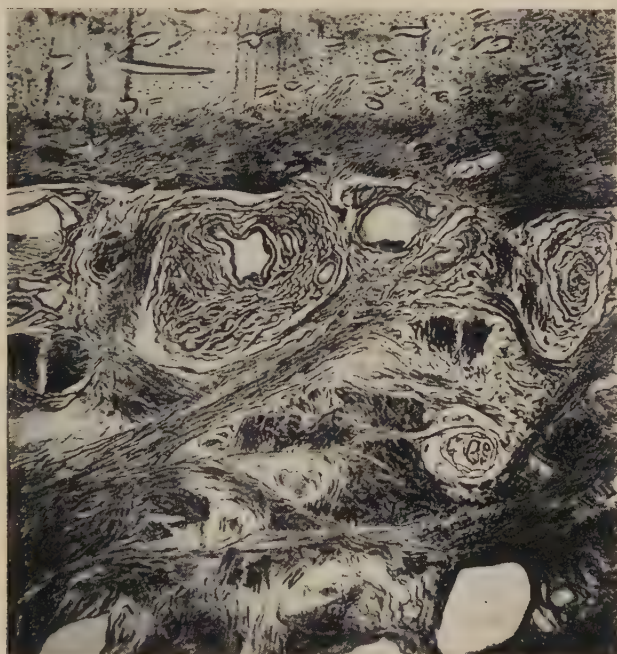


Abb. 28. Schnitt durch das Hufbein und die tiefe Lage der Sohlenlederhaut (seukrecht zur Sohlenfläche). Venen des Strat. periostale mit aufgelockerter, von zahlreichen konzentrischen Lamellen gebildeter Wandung. Größe 30:1

#### D. Gefäßkurzschlüsse am Zehenendorgan

Wie ich eingangs schon erwähnte, sind für das Zehenendorgan des Pferdes in Anpassung an seine einzigartigen baulichen und funktionellen Besonderheiten zweifellos auch besondere Zirkulationsverhältnisse anzunehmen. So hat Hyrtl, der mit seiner eigenen Injektionstechnik Korrosionspräparate von besonderer Schönheit schuf, schon 1864 auf Grund von Injektionsergebnissen in der Hufhaut von Pferd und Wiederkäuern direkte Verbindungen zwischen Arterien und Venen unter Ausschaltung der Kapillaren ohne genauere Lokalisation derselben angenommen, Gefäßverbin-

dungen also, die man nach heutigem Sprachgebrauch als Gefäßkurzschlüsse bzw. arterio-venöse Anastomosen bezeichnen würde. In gleicher Weise gelang dieser Nachweis auch Hoyer. Vastarini-Cresi konnte diese Befunde ebenfalls bestätigen und Grosser schloß sich der Meinung Hyrtls an, indem er sagt, daß solche arterio-venöse Anastomosen bei den Huftieren ganz „allgemein“ vorkommen. Zuletzt hat Clara diese Befunde oben genannter Autoren in einer zusammenfassenden Arbeit über die arterio-venösen Anastomosen ausgewertet. Von keinem dieser Autoren ist die Lage und Ausbildung dieser Gefäßkurzschlüsse eindeutig festgelegt worden.

Auf die gleichen Quellen bezieht sich wohl auch Martin, wenn er bei Besprechung der Arterien des Zehenendorganes des Pferdes schreibt: „Einzelne kleinere Arterienästchen gehen unmittelbar in Venen über.“ In gleicher Weise ist auch eine kurze Bemerkung in Ellenberger-Baums „Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere“ zu werten.

Aus den kurzen Angaben in Claras Arbeiten über die von Hyrtl, Hoyer und Vastarini-Cresi in der Hufhaut des Pferdes gefundenen arterio-venösen Anastomosen ist nur soviel zu entnehmen, daß sie in der „Matrix“ des Hufes liegen. Weder über ihren Bau noch über ihre Funktion wird etwas gesagt. Nun sind aber inzwischen über die Bedeutung der arterio-venösen Anastomosen in zahlreichen anderen Organen, besonders durch die grundlegenden Arbeiten Spanners aufschlußreiche Ergebnisse erzielt worden. Auf der gleichen Linie liegen auch Beobachtungen verschiedener Forscher (Hoyer, Schuhmacher, Clara, Havlicek u. a.) über den Blutumlauf in den Gliedmaßenenden des Menschen, die zweifellos mit den seit langem bekannten arterio-venösen Anastomosen der Finger- und Zehenglieder zusammenhängen. Es liegt nach dem Gesagten nahe, anzunehmen, daß auch die oben zitierten, in der Hauptsache auf Injektionsergebnissen beruhenden Feststellungen über arterio-venöse Anastomosen in der Hufhaut des Pferdes zur Klärung des Blutumlaufes in diesem Organ beitragen können. Als einen solchen Beitrag möchte ich auch die nachfolgend mitgeteilten eigenen Beobachtungen auffassen, die meines Erachtens geeignet sind, diese schwierige Frage mit lösen zu helfen.

Bei dem Versuch möglichst vollkommene Arterieninjektionen mit Plastoid von etwa bienenhonigartiger Konsistenz zu erhalten,



stellte ich zunächst immer wieder fest, daß selbst bei Anwendung nicht allzu hohen Injektionsdruckes sich außer den Arterien auch die groben Venennetze der Hufhaut schon frühzeitig zu füllen begannen. Wurde die Injektion lange genug fortgesetzt, dann erzielte ich zugleich eine vollständige Füllung nicht nur der Arterien, sondern eine ebensolche der Venen und die Injektionsmasse begann aus den Zehenseitenvenen abzulaufen. Steigerte ich durch Abbinden der Zehenseitenvenen den Druck in den Gefäßen, so füllten sich nach den Venennetzen der übrigen Hufhaut auch die tiefen Netze im Hufkissen und selbst die des Huf- und Strahlbeines.

Der umgekehrte Versuch, die Füllung der Arterien auf dem Umweg über die Venen vorzunehmen, mißlang fast ganz. Nur unter Anwendung hohen, langanhaltenden Injektionsdruckes traten Spuren der Injektionsmasse aus den Venen in die Arterien über. Es kam nun darauf an, festzustellen, welchen Weg die Injektionsmasse beim Übertritt aus den Arterien in die Venen genommen hatte. Eine direkte Beobachtung dieses Vorganges war nicht möglich, da ja alle Injektionen am völlig intakten Organ durchgeführt wurden. Es lag zunächst die Vermutung nahe, daß das Plastoid auf dem natürlichen Wege, das heißt, über die Kapillaren aus den Arterien in die Venen übergetreten war. Bei der hohen Gleitfähigkeit dieses Injektionsmittels ist dies unter länger anhaltendem Injektionsdruck durchaus möglich. Was aber dagegen sprach, war die Beobachtung, daß schon bei mäßigem Druck und nur geringer Injektionsmenge, bevor sich schon die Kapillaren gefüllt haben konnten, zunächst Blut und dann sehr rasch auch die Injektionsmasse aus den Zehenseitenvenen abfloß. Die gleichzeitige Injektion der Arterien und Venen mit verschiedenfarbigem Plastoid brachte keine Klärung. Es war hierbei auch nicht möglich, die Stelle des Übertrittes der unterschiedlich gefärbten Injektionsmasse aus dem arteriellen in das venöse System nach erfolgter Korrosion darzustellen. Nun ging ich so vor, daß ich die Arterien mit unterschiedlichen, immer geringer werdenden Mengen Plastoid injizierte.

An diesen Präparaten konnte nun beobachtet werden, daß sich zunächst die größeren Arterien bis zum Arcus terminalis füllten. Wurde eine entsprechend größere Menge Plastoid injiziert, so füllte sich als letzte auch die Sohlenrandarterie. Und darüber hinaus trat dann auch die Injektionsmasse mit steigender Menge aus der vollständig gefüllten Arterie an mehreren Stellen in die parallel

mit ihr verlaufende Sohlenrandvene über. Sie ist also die erste Vene, in die Injektionsmasse aus den Arterien übertritt und zwar ohne daß zuvor Kapillaren mit injiziert worden waren. Hiernach füllten sich dann mit weiter gesteigerter Menge des Injektionsmittels zunächst die Venen des subkutanen Wand- und Sohlennetzes von der Sohlenrandvene aus fortschreitend. Die Füllung aller übrigen Venennetze konnte erst anschließend erreicht werden, wenn durch Abbinden der Zehenseitenvenen ein anhaltender hoher Injektionsdruck auch in den Venen herbeigeführt wurde. Die Sohlenrandarterie aber ist in diesen Fällen stets mit einem Saum kleiner Gefäße besetzt, die wie die Borsten einer schmalen Bürste den Sohlenrand umgeben (Abb. 29). Hier in diesem Bereich der Lederhaut mußte also unter Umgehung der Kapillaren die Injektionsmasse aus den Arterien in die Venen übergetreten sein. Von der Menge des in die Arterien injizierten Plastoids hing es dann ab, wie weit sich auch die Venen mitgefüllt hatten. Durch zahlreiche Injektionsversuche konnten die Gefäße nachgewiesen werden, die diesen direkten Übertritt der Injektionsmasse aus den Arterien in die Venen möglich machen. Aus der Leichtigkeit, mit der der Übertritt der Injektionsmasse stattfand, konnte zudem geschlossen werden, daß die überleitenden Gefäße insgesamt ein breites Strombett darstellen müssen.

Um diese Gefäßkurzschlüsse — denn darum handelt es sich bei diesen Gefäßen zweifellos — genauer beschreiben zu können, muß ich hier eine kurze Bemerkung über die baulichen Verhältnisse des Sohlenrandes der Lederhaut einschalten. Bekanntlich trägt die Lederhaut des Wandsegmentes, Sterilteil des Plattenbettes, als Papillarkörper etwa 600 parallel stehende, an ihren Seitenflächen mit kleinen Koriumleisten versehene Lederhautblättchen. Sie beginnen dicht unter dem Kronwulst niedrig, erreichen am Dorsalteil des Wandsegmentes ihre größte Höhe von ca. 3,5 mm und fallen an ihrem distalen Ende steil ab: Das distale Ende ihres freien Längsrandes sowie die Abfallkante tragen grobe Zotten. Diese Zotten der Lederhautblättchen sind am Sohlenrand solchen der Sohlenlederhaut benachbart. Beide Zottenarten fallen, durch ihre Länge von ca. 6 mm und ihre Stärke von 0,5—1 mm an der Basis gemessen, besonders auf (Petersen). Das vom Epithel der endständigen Zotten der Koriumblättchen und der randständigen Zotten der Sohlenhaut produzierte Horn mit den hinabgeschobenen Hornblättchen der Wandepidermis bilden gemeinsam mit der

Innenzone des Röhrchenhornes der Schutzschicht das die Hufplatte und Sohle verbindende pigmentlose Horn der „weißen Linie“.

Ein Vergleich der hier geschilderten Verhältnisse mit den oben beschriebenen Feststellungen an den Gefäßkorrosionen ergibt, daß die als feiner Bürstenbesatz am distalen Rande des Hufes auftretenden Blutgefäße nach Lage und Form diesem Saum von auffallend großen Zotten des distalen Endes der Lederhautblättchen

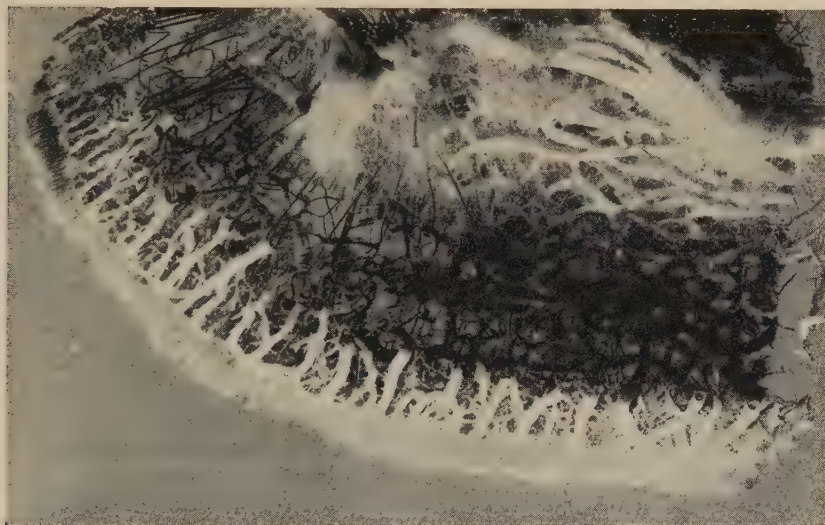


Abb. 29. Von den Arterien aus injizierte Venen des Sohlen- und Wandgeflechtes. Sohlengeflecht von der Innenfläche gesehen, Wandgeflecht bis auf die zum Sohlenrand ziehenden Reststücke abgetragen. Der Sohlenrand umsäumt von den eine schmale „Bürste“ bildenden Papillargefäßen.

Größe 1,3 : 1

und der daran angrenzenden Sohlenlederhaut entsprechen. Durch langwierige Präparation dieser Gefäße am Korrosionspräparat unter der Lupe und an Schnitten konnte ich feststellen, daß die den Bürstenbesatz bildenden Gefäße die Papillararterien und -venen dieser auffallend großen Zotten am Sohlenrand der Lederhaut sind.

In dem steil abfallenden distalen Rand der Lederhautblättchen liegt zunächst je eine auffallend starke Arterie, die mit nach distal konvexem Bogen aus der Sohlenrandarterie entspringt. außerdem aber auch feine Zuflüsse von weiter proximal liegenden Wandarterien bekommt und mit proximal von ihr liegenden Blättchenarterien Anastomosen bildet. Aus ihrem nach distal gerichteten



konvexen Rand entspringen in einer Reihe angeordnet zirka 6—8 kleine Papillararterien für die endständigen Zotten je eines Lederhautblättchens (Abb. 30). Diesem Arterienbogen mit den Aa. papillares entsprechen gleichartig ausgebildete Venen, die in die Sohlenrandvene einmünden. Für die sohlenrandständigen Zotten entspringen in ähnlicher Weise Aa. papillares büschelförmig aus kurzen gemeinsamen Arterienstämmchen, die ebenfalls aus der Sohlenrandarterie ihren Ursprung nehmen (Abb. 1). Auch ihnen sind entsprechende Venen parallel geschaltet, die meist zu meh-

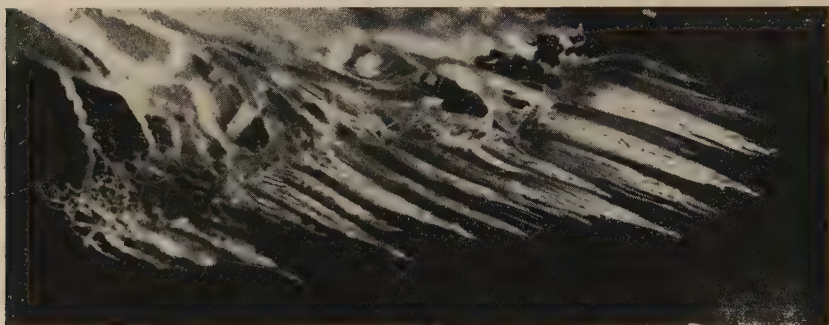


Abb. 30. Eine Gruppe von Papillargefäßen mit Kapillarmantel aus dem „Bürstensaum“ des Sohlenrandes (s. Abb. 29) zu den großen endständigen Papillen der Blättchen und den randständigen Zotten der Sohlenhaut gehörend. Größe 6:1

reren mit einem ampullenartig erweiterten Endstück auch in die Sohlenrandvene einmünden (Abb. 4 A b). Diese Aa. papillares liegen mit den entsprechenden Vv. papillares in der Achse jener großen Zotten und geben unterwegs kleine Ästchen ab, die sich in ein feinmaschiges, subepithelial gelegenes dichtes Kapillarnetz aufspalten. Diese Kapillarschlingen fließen dann wieder zu kurzen Stämmchen zusammen, die in die Papillarvene einmünden. So werden die Papillargefäße von einem dichten Mantel subepithelial liegender Kapillarschlingen umgeben (Abb. 31). Papillararterie und -vene ziehen nach der Spitze der Papille. Sie liegen dabei entweder gerade gestreckt nebeneinander, oder bilden in ihrem Verlauf miteinander eine Achtertourt. Ohne wesentlich an Stärke eingebüßt zu haben, gehen die Zottenarterie und Zottenvene in der Nähe der Papillenspitze mit einem kurzen Bogen direkt ineinander über (Abb. 32 a und b und 33). Sie können sich unterwegs auch gabeln, so daß dann ein doppelter Endbogen entsteht. Aus dem konvexen Rand dieses Kommunikationsbogens entspringen noch einzelne





Abb. 31. Papillararterien und -venen mit Kapillarmantel aus den sohlenrandständigen Zotten des Koriums  
a) Arterie an jede der vier Zotten je eine Arteria papillaris abgebend, b) von zwei Venae papillares herkommende Vene. Photo.  
Größe 18 : 1



Abb. 32 a, b. Durch Mikropräparation aus dem „Bürstensaum“ isolierte und nach Beseitigung ihres Kapillarmantels freigelegte Papillararterie a) und -vene b) durch Gefäßbogen direkt ineinander übergehend.  
Größe 40 : 1

Kapillarschlingen, die den restlichen Teil der Zottenspitze versorgen. Das oben geschilderte, an meinen Mikrokorrosionen mit beachtlicher Vollkommenheit dargestellte und auch an Schnitten nachgewiesene Verhalten der Kapillargefäße ist deshalb besonders bemerkenswert, als es sich von den üblichen auf Untersuchungen von Spalteholz zurückgehenden Beschreibungen der entsprechenden Gefäße in der menschlichen Haut nicht unwesentlich unterscheidet. Nach diesen Angaben werden dort die Papillen meist von je einer haarnadelförmigen Gefäßschlinge versorgt. Daneben können namentlich am Fingerrücken und am Nagelwall auch zwei

Schlingen vorhanden sein, die dann miteinander in Verbindung treten. Die eintretenden Gefäße werden von Petersen als „richtige Kapillaren“ bezeichnet, während der absteigende Schenkel den Bau einer postkapillaren Vene hat. Diese Gefäße hätten demnach also allein die Versorgung der Papille und vor allem des Epithels zu bestreiten. Petersen hält allerdings die Analyse einer solchen vollständig injizierten Gefäßbahn für ziemlich schwierig und kommt zu folgender Feststellung: „Wieweit die einzelnen Stellen der Haut hier ihre Besonderheiten haben, wieweit Verwicklungen im Bau der Papillen und ihrer Kapillarsysteme für verschiedene Teile regelmäßig gelten, wissen wir kaum.“ Danach gibt es hier auch noch offene Fragen, die sich meines Erachtens durch Anwendung eines vollkommeneren Injektionsverfahrens als die bisher bei solchen Untersuchungen angewendeten, restlos klären ließen. Tatsache ist nun, daß die Versorgung der Papillen der Hufhaut, besonders aber derer des Sohlenrandes sich, was meine Befunde beweisen dürften, auf andere Weise vollzieht. Hier am Sohlenrand ist das in die Papille eintretende und in ihrer Achse verlaufende Gefäß eine Arterie und der absteigende Schenkel eine Vene. Erstere speist als Arterie das subepitheliale Kapillarnetz der Papille, letztere besorgt als Vene den Abfluß des Blutes aus diesen Kapillaren. Beide stehen zudem durch einen Gefäßbogen miteinander in Anastomose. Das für die Zotte bestimmte Blut kann also, ohne vorher die Kapillaren durchfließen zu müssen, auf direktem Wege aus der Arterie in die Vene hinübergelangen. Diese Gefäßverhältnisse der Papille des Sohlenrandes lassen ohne weiteres einen Vergleich mit den von Spanner für die Gefäße der Zotten des Darmes, besonders der Ratte, gegebenen Schilderung zu. Auch in den Darmzotten löst sich die Arterie nicht vollständig in Kapillaren auf. Sie geht vielmehr in eine Randschlinge über, die eine direkte Verbindung nach der Vene herstellt.

In ihren Ausmaßen weichen die Papillargefäße erheblich von jenen der Kapillaren ab. Am Korrosionspräparat beträgt der Durchmesser des arteriellen Schenkels im Durchschnitt  $80\ \mu$ , der des venösen Schenkels bis zu  $100\ \mu$ . Am formolfixierten Präparat betragen die Maße für die Arterie  $25\ \mu$ , für die Vene  $32\ \mu$ . Demnach scheinen sie sehr erweiterungsfähig zu sein. Die Wandung des arteriellen Schenkels führt zunächst in dünner Lage zirkulär verlaufende Muskelzellen, zeigt also noch den typischen



Abb. 33. Schnitt durch eine weit in das Horn der weißen Linie hineinragende Papille mit Endschleife der Papillargefäße und umspinnenden Kapillaren (nat. Injektion). Größe 150:1

Bau einer Arteriöle. Eine Strecke weit in die Papille hinein ist die Muskulatur noch als einschichtige, geschlossene Lage zu erkennen, während spitzwärts nurmehr einzelne quergestellte Muskelzellkerne festzustellen sind. Ähnliche Befunde hat Vimtrup auch an den Papillargefäßen der menschlichen Haut erhoben, nachdem Spalteholz schon früher auf Grund von Beobachtungen an Injektionspräparaten die Anwesenheit kontraktiler Elemente in diesen Gefäßen vermutet hat.

Wichtig erscheint nun die Klärung der Frage, ob die geschilderten Gefäße in irgendeiner Form Einfluß auf das Kreislaufgeschehen im Zehenendorgan haben. Wie oben erwähnt, stammen die Papillararterien der großen Zotten des Sohlenrandes aus Ar-

terien, die unmittelbar aus der Sohlenrandarterie entspringen. Die Sohlenrandarterie selbst, durch zahlreiche Arterienzweige gespeist, ist ein am weitesten in der Peripherie des Zehenendorganes liegender Gefäßbogen, dessen Aufgabe es ist, hier als „Verteiler“ der Gefäße zu dienen, die beträchtliche Anteile der Hufhaut versorgen. Außerdem entspringen aus ihm, wie mehrfach erwähnt, die Arterien, aus denen nach kurzem Verlauf die Papillargefäße der großen Zotten des Sohlenrandes hervorgehen.

Die einem arteriellen Stromgebiet zugeführte Menge von Blut hängt bekanntlich von dem jeweiligen Bedarf der ihm angeschlossenen Organe ab. Es erscheint aber wenig wahrscheinlich, daß die Regulierung der notwendigen Blutmenge bereits in den großen Arterien — „Verteilungsröhren“ nennt sie Petersen — schon in so vollkommener Weise erfolgen kann, daß jederzeit nur die zur Durchströmung der periphersten Kapillaren eines Stromgebietes gerade notwendige Blutmenge angeboten wird. Hieraus ergibt sich, daß wenigstens zeitweilig, wenn nicht gar ständig, eine gegenüber dem Bedarf zu große Menge an Blut in die distalsten Teile z. B. einer Gliedmaße gelangt. Dieses unterwegs von den „Stromanliegern“ nicht abgenommene Mehrangebot an Blut gelangt nun in den distalsten arteriellen Gefäßbogen des Zehenendorganes, in die Sohlenrandarterie hinein und kann nunmehr z. T. durch die Papillararterien des Sohlenrandes direkt in die Sohlenrandvene hinüberfließen. Durch ihre beträchtliche Weite und erhebliche Zahl sind diese Gefäßkurzschlüsse zu solcher Leistung durchaus befähigt, wie dieses durch die zahlreichen, oben näher beschriebenen Injektionsversuche immer wieder bestätigt werden konnte. Dabei möge nochmals betont werden, daß der Übertritt der Injektionsmasse nur von den Arterien aus in die Venen leicht vor sich geht. Die Versuche, durch Injektion der Venen den umgekehrten Effekt zu erzielen, mißlangen regelmäßig trotz Anwendung starken Druckes. Da aber an Venenpräparaten eine Füllung der Kapillaren in den dem Sohlenrand benachbarten Teile der Hufhaut möglich ist, ohne daß aus der gefüllten Sohlenrandvene selbst die Injektionsmasse in die Sohlenrandarterie hinüberfließt, ist anzunehmen, daß hier Einrichtungen vorhanden sind, die die Flüssigkeit am Rückfluß in die Arterie hindert. Ihr morphologischer Nachweis war bisher allerdings nicht möglich. Andererseits erscheint es mir aber sicher, daß durch die kontraktilen Elemente des arteriellen Schenkels dieser Kurzschlüsse



der Blutübertritt nach den Venen den jeweiligen Erfordernissen angepaßt werden kann.

Durch diese Einrichtung werden m. E. zwei für den Blutumlauf und damit für die Ernährung des Zehenendorganes, besonders aber der in lebhafter Tätigkeit befindlichen Epithelien wichtige Effekte erzielt. 1. Kommt es durch die direkte Überleitung des unter Druck stehenden Blutes auf direktem Wege aus der Sohlenrandarterie in die Sohlenrandvene zu einer Drucksteigerung und damit verbundenen Förderung des Blutabflusses in den Venen. 2. Wird dadurch die bis in die extremsten Teile des Organes gelangte, von den Kapillaren nicht faßbare Blutmenge in die Venen hinübergeleitet und damit ein übermäßiger Druckanstieg in den Gefäßen verhindert. Es wirken also diese Papillargefäße mit ihren Endschlingen nach Art von Überlaufventilen. Diese Gefäßkurzschlüsse haben demnach vorwiegend strömungsmechanische Aufgaben. Auf die Funktion der Gewebe des Hufes allerorts gewinnen sie durch Förderung des gesamten Blutumlaufes in diesem Organ besondere Bedeutung. Hierbei ist eine gleichbleibend gute Versorgung der im Dienste intensiver Hornbildung stehenden Epithelien des Hufes um so nötiger, als diese vollsaftigen Zellen auch als Bindeglieder zwischen den verhornten Teilen der Epidermis und der Lederhaut dienen und damit mechanisch ganz außerordentlich in Anspruch genommen sind. Jede Störung des Blutumlaufes und damit des Stoffwechselgleichgewichtes kann zu tiefgreifenden Störungen ihrer Funktion führen.

Im Anschluß an obige Feststellungen erscheint es notwendig, auf eine seit langem von Klinikern gemachte Beobachtung einzugehen. R. J. Meyer beobachtet erstmalig bei Menschen in den Tropen eine Arterialisierung des Venenblutes, wobei es selbst zu einer synchron mit dem Arterienpuls ablaufenden Pulsation des Venenblutes kam. Dieser Vorgang wurde neuerdings auch experimentell von Havlicek und Clara bestätigt. Es handelt sich also kurz darum, daß bei hoher Außentemperatur ganz allgemein oder je nach der Versuchsanordnung z. B. bei lokaler Wärmeeinwirkung auf ein beliebiges Stromgebiet beschränkt, zunächst eine Arterialisierung des Venenblutes und dann auch deutlich feststellbare Pulsation an Venen eintritt. Havlicek machte wohl als erster die Gefäßkurzschlüsse der entsprechenden Stromgebiete für diese Erscheinungen verantwortlich. Die nach seiner

Meinung nervös gesteuerten Gefäßkurzschlüsse sind fähig, Blut in größerem Umfang aus den Arterien direkt in die Venen zu leiten, woraus dann obiger Effekt entsteht. Eine stärkere Durchströmung nur der Papillargefäße der Haut kann jedoch seiner Meinung nach „durchschlagenden“ Venenpuls nicht herbeiführen, da jene nur „Netze zweiter Klasse bilden“. Er hält vielmehr die von Grosser und Hoyer beschriebenen arterio-venösen Anastomosen der Finger und Zehen für die hier wirksamen Einrichtungen. Clara schließt sich auf Grund eigener Beobachtungen der Meinung Havliceks an. Man muß also annehmen, daß auch er jene von Grosser und Hoyer beschriebenen und von zahlreichen anderen Autoren bestätigten arterio-venösen Anastomosen besonders der Fingerglieder zu solchen Leistungen für fähig hält. Es sind dies aber sicher nicht jene nach Clara „klassischen Anastomosen“, mit ihrer sehr starken epitheloiden Gefäßwand und dem zu einem dichten Knäuel aufgewundenen venösen Anteil (Anastomosen vom Glomustyp), die sich zudem durch enge Lichtung auszeichnen (nach Grosser 10—30  $\mu$ ). Vielmehr sind es wohl die mehr oder weniger gerade verlaufenden Anastomosen der Gliedmaßenenden, die die Umleitung des Blutes in einem Maße vollbringen, daß damit die oben erwähnten Erscheinungen erklärt werden können. Märk vertritt mit anderen Autoren die wohl begründete Meinung, daß die Anastomosen vom Glomustyp „... weniger strömungsmechanische Aufgaben haben, als vielmehr Wirkstoffbildungsstätten darstellen“. Bei deren Absonderung sollen nervöse Einflüsse und Reflexe eine Rolle spielen. Die strömungsmechanische Leistung bei der Arterialisierung des Venenblutes und vor allem beim durchschlagenden Puls muß damit von den arterio-venösen Anastomosen vom einfachen Bau übernommen werden. Diese unterscheiden sich nach Clara keineswegs immer sehr auffällig von den zuführenden Arterien. Zudem hält er die vollständige Verschlußfähigkeit der arterio-venösen Anastomosen zu ihrer Funktion für nicht erforderlich. Vergleichen wir hierzu das oben über die Papillargefäße des Sohlenrandes Gesagte, dann kommen wir zu dem Schluß, daß jene Gefäße strömungsmechanisch wichtige Leistungen nach Art einfach gebauter arterio-venöser Anastomosen sehr gut zu vollziehen imstande sind, und daß sie damit auch in die Gruppe der Gefäßkurzschlüsse eingereiht werden können. Ob allerdings dadurch auch an den Venen der Extremitäten des Pferdes die glei-

chen Erscheinungen auftreten können, wie wir sie oben vom Menschen schilderten, bedarf noch der Klärung durch Versuche und Beobachtungen am Lebenden.

Mit obiger Darstellung soll nicht gesagt sein, daß an sonstigen Stellen der Hufhaut nicht auch noch andere Gefäßkurzschlüsse vorhanden wären. Es erscheint dies sogar sehr wahrscheinlich, zumal eigene Funde von Gefäßen mit epitheloid modifizierter Media in der Wandhaut auch auf das Vorhandensein von arterio-venösen Anastomosen vom Glomustyp hindeuten. Wenn diese auch injektionsmethodisch bisher von mir nicht festgestellt werden konnten. Strömungsmechanisch können diese deshalb nur eine geringe Rolle spielen. Die Klärung dieser Frage soll weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

## VII. Die Vaskularisation der äußeren Haut im Vergleich zur Hufhaut

Die Haut ist ein genetisch und morphologisch komplexes, in ihren physiologischen Leistungen außerordentlich mannigfaltiges Organ, das flächenhaft ausgebreitet, die Gesamtoberfläche des Körpers bedeckt. Diese Eigentümlichkeiten sind es, die jene diesem Organ eigene Art der Blutgefäßversorgung bedingen. Mit der großflächigen Ausbreitung des Organs hängt es zusammen, daß es sein Blut aus zahlreichen Quellen bezieht, die wiederum aus fast allen großen Stromgebieten des Körpers gespeist werden. Wie aber die Kontinuität der Bauelemente der Haut über das ganze Organ hinweg gewahrt ist, so besteht auch eine weitgehende Kontinuität seines gesamten Gefäßsystems, wie ich dies außer für die Hufhaut auch für die behaarte Haut an meinen Korrosionspräparaten feststellen konnte. Die Aufgliederung und der Verlauf der Gefäße in den verschiedenen Schichten der Haut werden einerseits durch die Anordnung der vorwiegend mechanisch in Anspruch genommenen, bindegewebigen Bauelemente — Subkutis und Korium —, andererseits durch Anordnung und Funktion der epithelialen Anteile dieses Organes bestimmt. Gerade letztere sind es, die durch ihre intensive Tätigkeit mit reichlichem Stoffumsatz bei sehr unterschiedlichen Leistungen einen beträchtlichen Teil der Gefäße dieses kontinuierlichen Netzes auf sich lenken. Und neben Verlauf und Anordnung dienen auch zur Regulation für den Blutumlauf und des unterschiedlichen Blutbedarfes Besonderheiten im Aufbau dieser Gefäße, Polsterarterien, Drosselvenen, Venenklappen

und arterio-venöse Anastomosen. Ein Vergleich mit anderen nicht flächenhaft ausgebreiteten Organen, z. B. den Drüsen, in denen auch die Epithelien die spezifischen Funktionen vollziehen, legt es nahe, auch bei der Haut das Bindegewebe als Stroma, das Epithel als Parenchym zu bezeichnen. Hier wie dort ist es das mit spezifischen Leistungen begabte Parenchym-Epithel, in dessen Dienst ein beträchtlicher Teil der das Organ versorgenden Blutgefäße steht. Und auch im Stroma bedingt die Topik der bindegewebigen Bauelemente den Verlauf und die Anordnung der Blutgefäße maßgeblich. Die Art der Blutgefäßversorgung der gesamten Haut des Körpers trifft ganz allgemein auch für die Hufhaut als einem Teil des Integumentum commune weitgehend zu. Eigentümlichkeiten der Hufhaut jedoch und die Tatsache, daß sie sich mit den zentralen Stützteilen zu dem extrem gelegenen Zehenendorgan zusammenfügt, bedingen gewisse Eigenarten des Blutgefäßsystems der Hufhaut innerhalb dieses komplexen Organes. Dieser funktionellen Einheit wegen ist es auch notwendig, den Blutumlauf der Hufhaut zugleich mit den zentralen Stützteilen zu betrachten.

Der Blutumlauf des Hufes wird durch eine Reihe von Eigenarten dieses Organes beeinflusst, von denen die ausschlaggebenden nachfolgend aufgeführt sein sollen:

1. Die extreme, terminale Lage des Zehenendorganes.
2. Die Tatsache, daß der Huf beim Stehen die gesamte Körperlast zu tragen und die in der Bewegung zusätzlich auf ihn einwirkenden Kräfte zu bewältigen hat. In ihm heben sich die hier aufeinanderprallenden Kräfte, die Körperlast und der Bodendruck, auf.
3. Die für diese Leistungen notwendig werdende, enge morphologische und funktionelle Koppelung zwischen Hautorgan und den zentralen Stützteilen, so daß schließlich letztere durch Vermittlung von Subkutis und Korium (Patrize) im Epidermalschuh (Matrize), gemeinsam ein funktionelles System bildend, aufgehängt sind.
4. Der Hufmechanismus, ein Vorgang durch den die im Huf einander entgegenwirkenden Kräfte ausgeglichen werden. Dieser Vorgang äußert sich in einer bei der Belastung auftretenden Erweiterung des Hufes in seinen trachtenwärtigen Abschnitten und in der Rückführung in die Ausgangsstellung bei der Entlastung. Die baulichen Eigenarten des Zehenendorganes bedingen die Vorgänge im Geschehen dieses Mechanismus, die



durch die einfallenden Kräfte ausgelöst werden. Diese Eigentümlichkeiten sind: Der schraubige Aufbau der Hufröhrchenrinde, der diese zur elastischen Lastaufnahme befähigt. Die Anordnung des Zwischenhornes, durch die die Erweiterung der Epidermiskapsel bedingt wird, wobei zugleich das Hufkissen durch Vermittlung der Hufknorpel unter Spannung gesetzt und es befähigt wird, gemeinsam dem epidermalen Ballen und Strahl die Rückführung des erweiterten Teiles der Epidermiskapsel bei der Entlastung zu vollziehen (Nickel).

Schließlich sei der spezifische Bau der Hufblättchen für die elastische Verbindung von Matrizen und Patrizen sowie die Tätigkeit der tiefen Beugesehne bei dem Zustandekommen der Rotation des Hufbeines erwähnt.

5. Die infolge intensiver mechanischer Reize veranlaßte, sehr starke proliferative Tätigkeit der Epithelien, wobei in den verschiedenen Segmenten graduelle Unterschiede bestehen.

### VIII. Die Blutgefäßverhältnisse des Zehenendorgans nach funktionellen Gesichtspunkten

Nachdem die allgemeinen Verhältnisse der Blutgefäßversorgung der Haut und die speziellen Verhältnisse des Hufes, die durch besondere bauliche und funktionelle Eigenarten des Zehenendorganes bedingt sind, dargestellt wurden, soll nunmehr das Blutgefäßsystem des Hufes nach diesen funktionellen Gesichtspunkten besprochen werden. Damit soll auch ein Überblick über die Zirkulationsverhältnisse im Zehenendorgan des Pferdes gegeben werden, wie sie sich aus den vorliegenden Untersuchungen ergeben, und zwar zunächst für die Arterien und dann für die Venen.

An den proximalen Abschnitten der Gliedmaße verlaufen die größeren Arterien in gegen Druck und Zug geschützter Lage in der Tiefe über die Beugeflächen der Gelenke. Diese Tendenz wird im Bereich der Zehe von der Zehenseitenarterie in gleicher Weise verfolgt. Sie tritt in die Tiefe des Hufes, in dem sie mechanischen Einwirkungen entzogen, der Innenfläche des elastischen Hufknorpels anliegend, das Hufkissen durchzieht. Im Schutze der Sohlenrinne des Hufbeins strebt sie dem Hufbeinkanale zu und entzieht sich so, mit der Arterie der Gegenseite den Arcus terminalis bildend, in dem Kanale des stark beanspruchten Hufbeines liegend, jeder mechanischen Einwirkung. So werden also die zentralen Stützteile des Hufes, zuletzt das Hufbein dazu benutzt, die Zehen-

seitenarterie, die diese zentralen Stützteile und besonders aber das an ihrer Oberfläche liegende Hautorgan versorgt, vor Druck und Zug bewahrt, bis in die Peripherie des Organes hinauszutragen. Aus dieser sicheren Lage heraus entläßt sie nach der Oberfläche hin ihre, die Hufhaut versorgenden Äste, die sich in ihrem Verhalten den baulichen und funktionellen Eigenarten ihrer Versorgungsgebiete anpassen. So vermögen der trachtenwärtige Abschnitt der Kronwulstarterie (Abb. 1 d') und der trachtenwärtige Abschnitt der Wandarterie (g'') als relativ große Gefäße zu ihrem Versorgungsgebiet der Haut an der Außenfläche des Hufknorpels hinzuziehen. Sie liegen dabei, die trachtenwärtige Gefäßgruppe bildend, in diesem durch den Hufmechanismus erweiterungsfähigen Teil des Hufes, im Saum- und Kronwulst bzw. an der Außenfläche des elastischen Hufknorpels, ohne in ihrer Funktion beeinträchtigt zu werden. Ähnliches gilt auch für die starke dorsale Kronarterie (e), die in ihrer ganzen Ausdehnung in der Tiefe dieses Teiles des Saum-Kronwulstes, vor Zug und Druck geschützt, verläuft, und von hier aus den dorsalen Stamm der Kronwulstarterie (e') mit seinen Zweigen entläßt. Ganz anders erfolgt das Herantreten der versorgenden Gefäße an die mit dem Hufbein durch eine straffe Subkutis (Stratum periostale) fest verbundenen, die Körperlast vorwiegend tragenden Teile der Hufhaut. Aus seiner sicheren Lage im Hufbeinkanal heraus gibt der Arcus terminalis zunächst die für den Dorsalteil der Wandhaut bestimmten Äste ab. Diese formieren sich, nachdem sie die Knochenkanälchen des Hufbeins verlassen, und sich in feine Zweige aufgelöst haben, zu dem subkutanen Arteriennetz dieser Gegend, sich so dem bindegewebigen Raumnetz der Subkutis (s. auch S. 593) einfügend. Nur eine größere Arterie, der seitliche Abschnitt der Wandarterie (g'''), liegt der Außenfläche des Hufbeins direkt an. Auch sie verläuft aber, dem Druck von außen entzogen, in einer tiefen Gefäßrinne, der Wandrinne des Hufbeins. Aus dieser Lage vermag sie nunmehr, das subkutane Netz dieser Gegend zu bilden. Auffallend nach Lage, Art der Entstehung und Funktion ist die Sohlenrandarterie (1). Als ein am weitesten in der Peripherie der Zehe liegender arterieller Gefäßbogen hat sie ausgesprochene Verteilerfunktion für bedeutende Teile des Wandsegmentes und den größten Teil des Sohlensegmentes, an die sie ihre Äste abgibt. Sie entsteht aus vom Arcus terminalis herkommenden, in Kanälchen des Hufbeins verlaufenden, aus den Sohlenrandlöchern austretenden Ar-

terien (+), sowie aus je einem Zufluß aus dem seitlichen und trachtenwärtigen Abschnitt der Wandarterie (h, h'). Sie begleitet den Sohlenrand des Hufbeins etwa 2 mm von ihm entfernt und liegt eingebettet in die hier reichlicher entwickelte, unmittelbar distal jener starken Radiärfasern der Blättchen (Bruhnke) anschließende Subkutis jenes Winkels, wo Subkutis und Korium des Wand- und Sohlensegmentes zusammenstoßen und dabei den Sohlenrand des Hufbeins um einige Millimeter nach distal überragen. Die durch die Untersuchungen Bruhnkes belegte, bei der Belastung des Hufes auftretende Rotation des Hufbeins hat notwendigerweise eine geringgradige Entfernung des Sohlenrandes des Hufbeins in schräg sohlenwärtiger Richtung von der Hufwand weg zur Voraussetzung. Damit aber liegt die Sohlenrandarterie hier nicht nur im Druckschatten dieses Winkels, es dürfte vielmehr durch den Zug des Hufbeins zu einer Entfaltung des die Arterie umgebenden Gewebes kommen. Damit hängt es zusammen, daß dieses umfangreiche Gefäß in dieser exponierten Lage verlaufen kann. Von hier aus vermag die Sohlenrandarterie ihre zahlreichen, gleich nach ihrem Ursprung Netze bildenden Äste in die Subkutis des Wand- und Sohlensegmentes in ihrem Bereich zu entlassen.

Durch das bisher Gesagte läßt sich bereits die harmonische Wechselbeziehung zwischen den die mechanischen Leistungen dieses Organes vollziehenden Bauelemente und den für die Blutversorgung verantwortlichen Arterien des Hufes feststellen. Hierzu kommen die zahlreichen Ringanastomosen zwischen den lateralen und medialen größeren gleichnamigen Arterien, die kontinuierlich ineinander übergehenden Arterienetze der gleichen Schichten und die Kontinuität der aus der Tiefe nach der Oberfläche hin immer feiner werdenden Netze benachbarter Lagen, wodurch die Zusammenfassung der nach ihrer Herkunft unterschiedlichen Bauelemente zu einem auch in seinen funktionellen Leistungen einheitlichen, nahezu bilateral symmetrischen Organ nochmals unterstrichen wird. So ist es auch erklärlich, daß sich die arterielle Versorgung des Zehenendorganes in einem breiten Strombett, unabhängig von dem jeweiligen Funktionszustand des Organes, jederzeit störungsfrei vollzieht. Selbst die völlige Unterbrechung der einen Zehenseitenarterie vermag, wie ich gezeigt habe, daran nichts zu ändern. Weiterhin hatte ich auch zeigen können, daß neben dem Übertritt des Blutes aus den Arterien in die Venen auf

dem Weg über die Kapillaren, ein solcher auch auf direktem Wege durch die in großen Zotten am Sohlenrand befindlichen Gefäßkurzschlüsse stattfinden kann. Sie wurden als Überlaufgefäße gedeutet, die zugleich auch den arteriellen Blutdruck in die Venen hinüberleiten. Dieses gewinnt besondere Bedeutung für den Blutumlauf, wenn man berücksichtigt, daß die Sohlenrandarterie das am weitesten peripher gelegene arterielle Gefäß darstellt.

Im Anschluß hieran soll der Abfluß des Blutes aus dem Huf auf Grund bereits bekannter und solcher von mir neu erhobener morphologischer Befunde über das venöse Gefäßsystem dieses Organes betrachtet werden. Das von den Kapillaren kommende Blut durchströmt zunächst die den arteriellen Netzen analogen oberflächlichen Venennetze, um dann in das subkutane Venennetz zu gelangen, von dem aus schließlich der Abfluß des Blutes zu den Ästen der Zehenseitenvenen erfolgt. In diesen subkutanen Venennetzen der verschiedenen Segmente kann man auf Grund der unterschiedlichen Weite ihrer Gefäße, ihres besonderen Verlaufes und der charakteristischen Anordnung zueinander sowie aus dem Vorkommen und der Lage von Venenklappen die Strömungsrichtungen zuverlässig ermitteln, die das venöse Blut bei seinem Abfluß aus dem Huf einschlägt.

Aus meinen alle diese Einzelheiten klar wiedergebenden Korrosionspräparaten ist ersichtlich, daß das Blut aus dem Saum-Kronsegment über das oberflächliche und tiefe subkutane Venennetz dieses Segmentes zu den Kronwulstvenen seinen Abfluß findet (Abb. 3 und 4). Die Gefäße des subkutanen Venennetzes des Saum- und Kronsegmentes sind am distalen Rande des Kronwulstes, da also wo die Maschen dieses Netzes mit jenen des Wandsegmentes dieser Stelle in Verbindung stehen, zunächst sehr eng, nehmen nach proximal an Stärke zu, um dann schließlich am proximalen Rande ihres Segmentes in sinusartig erweiterte Äste der Kronwulstvene einzumünden, die das Blut schließlich zur Zehenseitenvene hinbringt. Ist allein schon durch die Volumenzunahme der Venen dieser Geflechte in disto-proximaler Richtung der Blutstrom in gleicher Richtung erwiesen, so wird dieser Beweis noch eindeutiger durch die von mir in den Ästen dieser Venen nachgewiesenen Klappen, die sich dem Rückströmen des Blutes in die Venen des Wandnetzes hinein wirksam entgegenstellen. Die Bedeutung der in diesem Gebiet nachgewiesenen Drosselvenen wurde schon eingehend erläutert (siehe S. 613 und 614). Somit wird also



das durch die verschiedenen Abschnitte der Kronwulstarterie dem Saum-Kronsegment zugeführte Blut über die subkutanen Venennetze dieses Segmentes durch die auch klappenführenden Kronwulstvenen der Zehenseitenvene zugeführt, wobei jene früher beschriebenen stärkeren Venen diesen Blutübertritt vermitteln (Abb. 3 und 4).

Das Blut des Wandsegmentes nehmen die subkutanen Netze dieser Gegend auf. In Höhe des oberen Randes des Hufbeines mit einem aus dünnen Ästen bestehenden feinmaschigen Netz beginnend, besteht es aus nahezu parallel zueinander geordneten, durch Queräste miteinander verbundenen nach distal ziehenden Venen, die unter deutlicher Volumenzunahme in die Sohlenrandvenen einmünden. Sie leiten bei Fehlen jeglicher Klappen in ihnen das Blut in proximo-distaler Richtung in die Sohlenrandvene hinein. Wie früher schon beschrieben, bestehen zudem durch einzelne das Hufbein durchziehende Venenäste Verbindungen dieses Venennetzes zum Arcus terminalis venosus, sowie durch zahlreiche kleine Venen zum Venennetz des Hufbeins, so daß der Abfluß einer geringen Menge Blutes auch nach dorthin möglich ist. In diesem Strömungsgebiet sammelt sich das Blut, das durch Äste des Arcus terminalis arteriosus auf direktem Wege, ebenfalls aus diesem aber auf dem Umweg über die Sohlenrandarterie und durch die Wandarterie dem Wandsegment zugeführt wird. Die obere Kontur des Hufbeins, die Stelle also, die sich mit der Lage des Hufgelenkes deckt, ist unter Berücksichtigung der Tatsache, daß sich von hier aus der Strom des venösen Blutes nach zwei Richtungen vollzieht, mit einer zwei Stromgebiete trennenden Wasserscheide zu vergleichen. Es wäre denkbar, daß diese Erscheinung durch die Lage des Hufgelenkes veranlaßt wird, eine Frage, die jedoch erst durch entsprechende weitere Untersuchungen geklärt werden kann.

Das aus polygonalen Maschen bestehende subkutane Venennetz des Sohlensegmentes steht durch dünne Zweige fußachsenwärts mit den feinmaschigen Geflechten des Strahles und der Eckstrebe in Verbindung. Nach der Peripherie hin, also sohlenrandwärts, sind die Venen dieses Netzes jedoch deutlich stärker, münden in die Sohlenrandvene ein und führen so die Masse des Blutes aus dem Sohlensegment diesem Gefäß zu (Abb. 4 A). Wichtig ist die zuvor schon gemachte Feststellung, daß die Verbindung vom koralen zu diesem subkutanen Netz vermittelnden kurzen

Venen mit Klappen ausgestattet sind, die das Rückströmen des Blutes aus den tiefen zu den oberflächlichen Netzen unmöglich macht. Es fällt auf, daß von den beiden in die Sohlenrandvene einmündenden Venennetzen, nämlich des Wand- und des Sohlensegmentes, nur das Netz des Sohlensegmentes klappenführend ist. Diese Tatsache dürfte darin ihre Erklärung finden, daß im Wandsegment durch die Fliehkraft das Blut ohne weiteres in seiner Gesamtheit in Richtung auf die Sohlenrandvene, also distal gelenkt wird, während im Sohlensegment ein Rückströmen des Blutes in die weiter distal liegenden, epithelwärtigen Netze durch Klappen verhindert werden muß. Das Blut aus den subkutanen Netzen des Sohlengewölbes wird durch die Fliehkraft ebenfalls der Sohlenrandvene zugeleitet. Das Venennetz des Sohlensegmentes führt das den Ästen der Sohlenrandarterie entstammende Blut somit vorwiegend der Sohlenrandvene zu. Während die Sohlenrandarterie vorwiegend aus dem Arcus terminalis arteriosus gespeist wird, fehlt der Sohlenrandvene, die nach Lage und Funktion das der Sohlenrandarterie analoge Gefäß darstellt, jede Verbindung zum Arcus terminalis venosus. Das ihr aus den Wand- und Sohlenvenen zufließende Blut führt sie durch 3—5 starke, den Hufknorpel am distalen Rand durchbohrende Äste dem Venengeflecht an der Innenfläche des Hufknorpels zu.

In gleicher Weise wird durch die Binnenvenen des Hufes das venöse Blut aus Eckstrebe, Ballen-Strahl, aus den Geflechten des Huf- und Strahlbeins, letzteres über den Arcus terminalis venosus, sowie das Blut aus dem Hufgelenk, der Beugesehne, der Bursa podotrochlearis und der Sehnenscheide ebenfalls dem Venengeflecht an der Innenfläche des Hufknorpels zugeführt. Auf dem Wege dahin sind diese Binnenvenen mit Klappen ausgestattet, die den Blutstrom in der oben beschriebenen Richtung lenken. Das sinusartig erweiterte, klappenlose Venengeflecht an der Innenseite des Hufknorpels stellt somit das Sammelbecken für das Blut aus allen Venen des Zehenendorganes dar, das von hier aus seinen Weg in die mit Klappen ausgestatteten Zehenseitenvenen nimmt. Nur das Blut aus Saum- und Kronsegment strömt, wie oben festgestellt, über die Kronwulstvenen unmittelbar den Zehenseitenvenen zu. Wie gezeigt wurde, ist es also durchaus möglich, zwanglos jedem arteriellen das dazu gehörige venöse Stromgebiet zuzuweisen und darüber hinaus aus den morphologischen Tatsachen auch die Stromrichtung des venösen

Blutes zu den Zehenseitenvenen hin festzulegen. In diesem Zusammenhang sei auf die untergeordnete Rolle hingewiesen, die der Arcus terminalis venosus für die Blutabfuhr spielt (Abfluß für die Hufbeinvenen und jene kleinen, das Hufbein perforierenden Äste des Wandnetzes), eine Tatsache, die besonders dann auffällt, wenn man die Funktion dieses Gefäßes mit der Bedeutung des Arcus terminalis arteriosus als dem wichtigsten Zubringer des Blutes für das Wand- und Sohlensegment vergleicht.

Nach Darlegung der Strömungsverhältnisse in den Blutgefäßen des Hufes sei die Frage erörtert, ob insbesondere den subkutanen Venennetzen dieses Organs unter dem Einfluß des Hufmechanismus strömungsmechanische Aufgaben im Sinne einer Förderung des Blutabflusses zukommen. Es sei bereits einleitend betont, daß die vollkommene Lösung dieser Frage erst dann möglich wird, wenn die Analyse der baulichen Verhältnisse aller Teile des Zehenendorgans vorliegt, und diese Ergebnisse auch durch die experimentelle Untersuchung des Blutumlaufes in den verschiedenen Funktionsphasen des Hufes vervollständigt sind.

Ganz allgemein herrscht die Vorstellung, daß sich dem Abfluß des Blutes aus dem Huf besondere Schwierigkeiten entgegenstellen. Krüger, der sich als letzter mit dieser Frage befaßt hat, sieht diese in dem Fehlen der blutabflußfördernden Wirkung von Skelettmuskulatur am Fuß des Pferdes. Diese Ansicht verliert ihre Beweiskraft, wenn man die Fernwirkung der Gliedmaßenmuskulatur berücksichtigt, durch die das ganze Bindegewebsgerüst des Hufes — Sehnen, Faszien und das gesamte lockere Bindegewebe, in das unter anderem auch die Blutgefäße eingelagert sind —, mechanisch aktiviert wird. Hierdurch werden auch am Fuß, ebenso wie das für jene Teile der Gliedmaße zutrifft, an denen die kontraktile Elemente der Muskeln liegen, die für die Förderung des Blutabflusses aus den Venen notwendigen Wirkungen erzielt. Hemmend auf den Blutabfluß wirkt nach Krüger auch die mehr als 1 m hohe Blutsäule in den Venen der Gliedmaßen, die sich dem Rückfluß des Blutes aus dem Huf entgegenstellt. — Hierzu ist zu sagen, daß die Blutsäule in den Venen der Extremitäten durch die zahlreichen, nach distal wirksamen Klappen in ebenso zahlreiche kurze Segmente zerlegt wird, somit auch nicht der hydrostatische Druck der gesamten Blutsäule auf die Hufvenen einwirken kann.

Ich sehe also in beiden von Krüger angegebenen Gründen keine zusätzliche Behinderung des Blutabflusses aus den Venen

des Hufes. Mit dieser angenommenen Behinderung des Blutabflusses soll weiterhin die Entstehung der Venennetze des Hufes in ursächlichem Zusammenhang stehen. Sie sollen im Zusammenwirken mit dem Hufmechanismus den Blutabfluß fördern. Auf Grund empirischer Beobachtungen kommen Eberlein und Köster zu der Behauptung, daß durch den Hufmechanismus veranlaßt, in den Venennetzen des Hufes zirkulationsfördernde Saug- und Druckkräfte abwechselnd wirksam werden. Da die Ansichten über das Verhalten des Hufes in den verschiedenen Bewegungsphasen (Hufmechanismus) noch nicht abgeklärt sind, ist es auch nach Krüger fraglich, wie diese Druck- und Saugpumpenwirkung zustande kommen soll.

Er selbst findet aber, indem er sich auf Untersuchungen Heusers über die Funktion der Hufknorpel und deren Bandapparat stützt, daß bei abwechselnder Belastung und Entlastung des Hufes, durch die hierbei erfolgende Einwärtsbewegung der Hufknorpel unter gleichzeitiger Bewegung der Trachtenteile des Hufes nach außen, in den Venennetzen an der Außenfläche und der Innenfläche der Hufknorpel abwechselnd ein Über- und Unterdruck entsteht. Hierbei soll über die den Hufknorpel durchbohrenden Venen (Krüger) das Blut einmal in das äußere und dann in das innere Venennetz ausweichen. Krüger stellt weiter fest: „Das dürfte von Bedeutung sein, da durch Zusammenpressen der übrigen Venennetze der verengerten Hufabschnitte ohnehin ein Überdruck im Venengebiet entsteht, der das Aufsteigen des venösen Blutes auch fördert.“ Abgesehen davon, daß die beiden in Frage stehenden Venennetze nach Entstehung und Aufgabe völlig heterogene Bildungen sind — das Venennetz an der Außenfläche des Hufknorpels ist der trachtenwärtige Abschnitt des subkutanen Netzes des Saum-Kronsegmentes, während das Netz an der Innenfläche des Hufknorpels aus den Ästen der Sohlenrandvene und den Binnenvenen des Hufes entsteht —, fehlen auch jene von Krüger beschriebenen Querverbindungen zwischen beiden. Zudem ist auch nicht ersichtlich, welchen Einfluß dies von ihm angenommene Wechselspiel von Über- und Unterdruck mit dem Hin- und Herfließen des Blutes in den Venen dieser Gegend auf den Abfluß des Blutes aus dem Huf haben soll.

Die Ausbildung der Venennetze der Hufhaut einschließlich der des subkutanen Netzes, das früher als das alleinige „Venennetz“ des Hufes bekannt war, und durch welche sich der Abfluß des



Blutes zu den großen Sammelvenen, also zu den Kronwulstvenen, der Sohlenrandvene und dem Venennetz an der Innenfläche des Hufknorpels vollzieht, betrachte ich als notwendige Voraussetzung für die flächenhafte Ausbreitung der Hufhaut. Nur durch diese Netzbildung, die sich ähnlich auch an den Venen der behaarten Haut findet, ist die geordnete Blutversorgung der Hufhaut überhaupt denkbar. Diese Venennetze fügen sich, worauf ich schon früher mehrfach hingewiesen habe, so in das Bindegewebsgerüst der Hufhaut ein, daß der Blutabfluß aus ihnen unabhängig von der mechanischen Beanspruchung der verschiedenen Teile des Hufes, aber auch an völlig entlastetem Organ auf dem Umweg über große Sammelvenen durch die Zehenseitenvenen sich ungestört vollziehen kann. Von den großen Sammelvenen liegen die Kronwulstvenen, vor allem aber ihre Verbindungszweige zur dorsalen Kronvene und ihre direkt zur Zehenseitenvene verlaufenden Äste der Einwirkung des Hufmechanismus entzogen, im Saumkronwulst bzw. bereits in der behaarten Haut dieser Gegend. Die Sohlenrandvene liegt ebenso wie die Sohlenrandarterie vor Druck geschützt in jenem oben beschriebenen, den Sohlenrand des Hufbeins nach distal überragenden Teil der Hufhaut. In dem mit Sicherheit erweiterungsfähigen Trachtenteil des Hufes ziehen ihre groben Äste auf die mediale Fläche des Hufknorpels, diesen durchbohrend, in das Gefäßnetz an seiner Innenfläche. Dieses nimmt außerdem das Blut von Eckstrebe und Ballen-Strahl auf. In dem mächtigen, nachgiebigen, elastischen Hufkissen findet dies Venennetz Aufnahme und vermittelt so sicher den Abfluß des Blutes nach der Zehenseitenvene aus dem gesamten Huf mit Ausnahme des Blutes aus dem Saumkronsegment. Die Frage jedoch, ob es durch den Hufmechanismus, der hier durch die Trachtenbewegung besonders offenkundig wird, in Richtung zur Zehenseitenvene entleert werden kann, müßte wie schon gesagt, durch weitere Untersuchungen über den Bau des Hufkissens geklärt werden. Wenn sich hierbei die Förderung des Blutumlaufes durch den Hufmechanismus erweisen sollte und dadurch den in der Bewegung auftretenden zentrifugalen Kräften wirksam entgegengesetzt werden kann, so sollte man es meines Erachtens vermeiden, in diesen druckmechanischen Kräften das für die Zirkulation im Hufe ausschlaggebende Moment zu sehen, denn diese Kräfte sind nicht einmal ständig, wie nämlich bei ruhigem Stehen bzw. im Liegen vorhanden. So stellte z. B. Kossmag bei längerer Zeit ruhig ge-

stellten Pferden ein rascheres Wachstum des Hufhornes fest, was die Folge einer besseren Durchblutung des Organs sein mußte, ohne daß der Hufmechanismus in diesen Fällen in erheblichem Maße wirksam gewesen sein konnte. Seine Beobachtungen veranlaßten ihn zu der Feststellung, daß der Hufmechanismus die ihm allgemein zugesprochene zirkulationsfördernde Wirkung nicht hat. Der sich den wechselnden Bedingungen anpassende Blutumlauf wird durch eine Anzahl im Gefäßsystem selbst liegender Einrichtungen und Vorgänge in Gang gehalten und geregelt. Hierzu gehören:

1. Die den arteriellen Blutdruck auf direktem Wege in die Vene hinüberleitenden und damit den Blutumlauf fördernde Gefäßkurzschlüsse.
2. Die an zahlreichen Fällen des Hufes, besonders im Hufbein, aber auch in der Hufhaut vorhandene, enge Koppelung zwischen den Arterien und ihren Begleitvenen, wodurch der pulsatorische Druck der ersteren strömungsfördernd auf das Blut in den Venen einwirken kann (v. Lanz).
3. Die in der Strahlhaut gefundenen Polsterarterien als strömungsregulierende Einrichtung in einem Gefäßgebiet, wo das Blut zweier Stromgebiete aus verschiedenen Richtungen aufeinander zuläuft (s. S. 616).
4. Die strömungsregulierende Einrichtung der Venenklappen.
5. Die sog. *Vis a tergo*, d. h. die pulsatorischen und hydrostatischen Kräfte, die das Blut aus den Arterien über die Kapillaren bzw. auch Gefäßkurzschlüsse in die Venen hinübertreiben und so in Strömung halten.
6. Das auch in den Kapillaren und den Venen herrschende, herzwärts immer kleiner werdende Druckgefälle.

Alle diese Einrichtungen und Vorgänge reichen meines Erachtens schon hin, um das Blut, wie aus jedem anderen Organ, so auch aus dem Huf kontinuierlich herzwärts strömen zu lassen.

## IX. Ergebnisse der Untersuchungen

Es wurde eine Darstellung des gesamten Gefäßsystems des Zehenendorganes im makro- und mikroskopischen Bereich gegeben und zugleich der Blutumlauf in diesem Organ dargestellt.

Dies Ziel wurde durch die Anwendung eines neuen, von mir entwickelten Verfahrens zur Herstellung anatomischer Korrosionspräparate erreicht. Nach dieser als Plastoidverfahren bezeichneten Injektionsmethode wurden von 35 Pferdehufen Blutgefäßkorrosionen hergestellt. Mit meinem Arbeitsverfahren war es möglich, alle Größenordnungen der Blutgefäße des Hufes vollständig darzustellen und zunächst die makroskopischen Verhältnisse des Arterien- und Venensystems des Hufes aufzuzeigen und damit die Ergebnisse von vorliegenden Untersuchungen zu berichtigen bzw. zu vervollständigen. Hierbei wurden die Blutgefäße ihrer Topographie entsprechend benannt.

Die Untersuchung der feineren Blutgefäße des Hufes, über deren Verhalten bis dahin nur spärliche Angaben vorhanden waren, brachte eine Reihe neuer Ergebnisse. Durch den Nachweis von schichtweise angeordneten arteriellen Gefäßnetzen, die sich in ein subkutanes, ein tiefes und oberflächliches koriales bzw. subpapilläres Netz gliedern lassen, wurde der Nachweis der Kontinuität der Gefäße der Hufhaut in horizontaler und vertikaler Richtung geführt. Aus dem subpapillären Arteriennetz entspringen die Aa. papillares für die Zotten, bzw. die Aa. laminares für die Blättchen, die dann ein kontinuierliches, subepitheliales Kapillarnetz liefern. Entgegen bisherigen Ansichten werden nach meinen Feststellungen auch die mechanischen Apparate der Haut, Korium und Subkutis, durch Kapillaren versorgt. Die Ausbildung der Netze und die Art ihres Einbaues in die Hufhaut bedingen es, daß ohne Rücksicht auf die mechanische Beanspruchung des Hufes seine Blutversorgung unter allen Umständen gesichert ist. Durch erstmalige Beobachtung von 5 Fällen völliger Obliteration der einen Zehenseitenarterie konnte gezeigt werden, daß selbst durch solche Zufälle Störungen der Blutversorgung des Hufes nicht zustande kommen.

Eingehende Bearbeitung fanden die bisher nur summarisch behandelten Venennetze der Hufhaut, insbesondere die der Subkutis. Es lassen sich unschwer für alle Segmente des Hufes charakteristische subkutane Venennetze unterscheiden, die in zwei Systeme eingeordnet werden können:

1. Das aus den Kronwulstvenen entstehende doppelschichtige Venennetz des Saum-Kronsegmentes.
2. Das durch die Sohlenrandvene versorgte Wand- und Sohlennetz und die Netze von Eckstrebe und Ballen-Strahlsegment, die von den Binnenvenen des Hufes gespeist werden.

Im Ballen-Strahlsegment sowie im Saum-Kronsegment finden sich ein oberflächliches und ein tiefes subkutanes Netz, wobei im Ballen-Strahlsegment dem koriumseitigen, flächenhaft ausgebreiteten, das ein Raumnetz darstellende tiefe gegenüber steht. Aus den subkutanen Venennetzen entstehen die tiefen, aus diesen wiederum die oberflächlichen korialen Netze, die die Vv. papillares an die Zotten und die Vv. laminares an die Blättchen abgeben.

An dem Gefäßsystem von Huf- und Strahlbein sind die stark entwickelten Venengeflechte auffallend. Durch Vergleich mit den Verhältnissen des Kron- und Fesselbeins wurde festgestellt, daß diese der Spongiosa der Knochen sich einfügenden Venennetze nicht typisch allein für Strahl- und Hufbein sind, sondern auch in anderen gleich oder ähnlich gebauten Knochen vorkommen. Im Hufbein, wie auch in der Hufhaut finden sich aus feinen Venen gebildete, die Arterien einhüllende Gefäßscheiden. In den von den Venen im Hufbeinkanal um die Begleitarterie gebildeten Venengeflechte finden sich zudem säckchenartige Erweiterungen von kolben- bzw. hufeisenförmiger Gestalt. Diese enge Koppelung zwischen Arterien wird zu den von v. Lanz beschriebenen bindegewebigen Fasersystemen zwischen Arterien und Begleitvenen in Parallele gesetzt und auch im gleichen Sinne als zirkulationsfördernde Einrichtung gedeutet.

Die Meinung von dem Fehlen von Klappen in den Venen des Hufes und die sich daraus ergebenden irrigen Anschauungen und Theorien, besonders die von Lechner, konnten durch den einwandfreien Nachweis von Venenklappen durch Korrosionspräparate sowie an Schnittserien widerlegt werden. Vollfunktionsfähige Klappen finden sich in den Venen der subkutanen Netze des Saum-Kronsegmentes, in jenen von den Gelenken, den Sehnen und Sehnenscheiden sowie von den Knochen herkommenden Binnenvenen des Hufes und endlich in jenen kurzen Venen der Sohle, die das subkutane mit dem korialen Netz verbinden. Nach Bau und Funktion sind sie denen anderer Venengebiete ohne weiteres gleichzusetzen.

Ebenso wie die Venenklappen konnten erstmalig in den subkutanen Venennetzen des Kronsegmentes Drosselvenen nachgewiesen werden. Es konnte gezeigt werden, daß diese an den entsprechenden Venenästen durch Injektion darstellbaren, kugeligen bzw. kurzspindelförmigen Gebilde durch die Wirkung mikroskopisch nachweisbarer Muskelsphinkteren hervorgerufen werden.



Sie entsprechen in jeder Hinsicht den insbesondere von Spanner in zahlreichen anderen Organen aufgefundenen, von ihm als Drosselvenen bezeichneten Einrichtungen der Gefäße. Sie sind in der Lage, am Ort ihres Vorkommens den Blutstrom von den oberflächlichen Venen zu den subkutanen aktiv zu drosseln; zudem vermögen sie nach ihrer Lage, das Abfließen des Blutes aus dem subkutanen Venennetz des Saum-Kronsegmentes in das durch feine Äste mit ihm verbundene subkutane Wandnetz zu verhindern.

Die Befunde an Korrosionspräparaten wurden durch Untersuchungen des Feinbaus der Gefäße und ihres Einbaus in die Hufhaut vervollständigt. Es ergaben sich charakteristische Bau-merkmale für die Arterien bzw. Venen verschiedener Größe. Auffallend ist wiederum die Bildung von venösen Gefäßscheiden um die Arterien. In der Subkutis der Strahlhaut wurden erstmalig Polsterarterien von typischer Bauart gefunden. Es wird angenommen, daß sie, wie an anderen Organen, als Sperrarterien den arteriellen Blutstrom auch hier regulieren können.

In den sohlenrandständigen Zotten der Hufhaut gelang der Nachweis direkter Übergänge von Zottenarterien in Zottenvenen. Unter Berücksichtigung der Literatur über arterio-venöse Anastomosen, insbesondere der Befunde Spanners über die arterio-venösen Anastomosen in den Darmzotten verschiedener Säuger, erscheint es gerechtfertigt, auch diese direkten Verbindungen zwischen Arterien und Venen in der Hufhaut als arterio-venöse Anastomosen zu bezeichnen. In den extremsten Abschnitten der Hufhaut liegend, stellen sie Überlaufventile zwischen der Sohlenrandarterie und Sohlenrandvene dar und lassen so auch den arteriellen Blutdruck in die Venen hinübergelangen. Dadurch wirken sie als strömungs- und druckregulierende Einrichtungen im Gefäßsystem des Hufes.

Eine vergleichende Betrachtung der Blutgefäßversorgung der äußeren Haut mit der der Hufhaut ergab für beide grundsätzliche Übereinstimmung. Eigentümlichkeiten des Baues und der Funktion der Hufhaut bedingen gewisse Eigenarten ihrer Blutgefäßversorgung und des Blutumlaufes. Die hierfür maßgeblichen Faktoren sind: Terminale Lage des Organes, morphologische und funktionelle Koppelung der Hufhaut mit den zentralen Stützteilen, die Leistungen des Hufes als Träger der Körperlast, der Hufmechanismus und die proliferativen Leistungen des Epithels.

Aus diesem Grunde war es notwendig, die Gefäße des Zehendorganes auch nach funktionellen Gesichtspunkten zu besprechen und ebenso auch die Zirkulationsverhältnisse darzustellen. Es ergab sich, daß die größeren Arterien da verlaufen, wo sie vor Druck und Zug geschützt sind. Ihre Auflösung in aus feinen Zweigen bestehende, zu mehreren Schichten angeordnete Netze macht es möglich, daß diese sich den bindegewebigen Anteilen der Hufhaut vor mechanischen Wirkungen geschützt einordnen können. Die Untersuchung der Venennetze und ihrer Abflußgebiete ergab, daß es durchaus möglich ist, jedem arteriellen ein dazugehöriges venöses Stromgebiet zuzuweisen und aus den morphologischen Tatsachen auch die Stromrichtung des venösen Blutes zur Zehenseitenvene hin zu ermitteln. Folgende Wege für den Abfluß des Blutes aus dem Huf wurden festgestellt: aus den subkutanen Netzen des Saum-Kronsegmentes über die Kronwulstvenen und dorsalen Kronvenen zu den Zehenseitenvenen, aus den Netzen der Wand und der Sohle über die Sohlenrandvene und aus Strahl-Ballen und Eckstrebe sowie aus den Binnenvenen des Hufes zu den Geflechten an der Innenfläche der Hufknorpel und von hier aus zu den Zehenseitenvenen.

Abschließend wurden die bisherigen Ansichten über die Funktion der Venennetze in Verbindung mit dem Hufmechanismus kritisch gewertet. Die bisherigen Ansichten über zusätzliche Behinderung des Blutabflusses aus dem Huf, über die Ursache der Ausbildung des Venennetzes des Hufes sowie über die blutfördernde Funktion dieser Venennetze im Zusammenwirken mit dem Hufmechanismus nach Art einer Saug- und Druckpumpe wurden widerlegt. Die ähnlich auch in der äußeren Haut vorhandenen Venennetze sind die natürliche Voraussetzung für die flächenhafte Ausbreitung dieses Organs; nur so ist die Blutversorgung der Haut denkbar. Der den wechselnden Bedingungen angepaßte Blutumlauf wird durch die im Gefäßsystem liegenden Einrichtungen und Vorgänge in Gang gehalten und geregelt. Hierzu gehören die arterio-venösen Anastomosen, mechanische Kopplung zwischen Arterien und Venen, Polsterarterien, Venenklappen, die *Vis a tergo* und das auch in den Venen herrschende Druckgefälle.

## **Blutgefäße und Zirkulationsverhältnisse im Zehenendorgan des Pferdes**

### **Zusammenfassung**

Mit Hilfe der vom Autor entwickelten Plastoid-Korrosionsmethode wurde eine ausführliche Darstellung des Gefäßsystems des Zehenendorganes des Pferdes gegeben. Mit der Klarlegung des Gefäßverlaufs wurden zugleich auch deren Einbau in das Organ und die baulichen Eigentümlichkeiten dieser Gefäße erläutert. Unter Berücksichtigung der funktionellen Eigenarten des Zehenendorganes konnten zugleich die Fragen seines Blutumlaufs geklärt werden.

## **Кровяные сосуды и кровообращение в копытных конечных органах лошади**

### **Краткое содержание**

Путем пластоидно-коррозионного метода автору удалось исследовать сосудистую систему копытного конечного органа лошади. Описывая эту систему, автор разъясняет связь сосудов с органом, их структуральные особенности, функциональные особенности копытного конечного органа и его кровообращение.

## **Blood vessels and circulation in the terminal organ of the toe of the horse**

### **Summary**

The author presents a detailed description of the vascular system of the terminal organ of the toe of the horse, based on the plastoid corrosion method evolved by him. The arrangement of the vessels, their insertion in the organ, and their structural features are described and the question of blood circulation in the terminal organ of the toe is cleared up, taking into consideration the functional features thereof.

## **Les vaisseaux et la circulation sanguine dans l'organe terminal de l'orteil du cheval**

### **Résumé**

A l'aide de sa méthode de corrosion plastoïde, l'auteur décrit longuement le système vasculaire de l'organe terminal de l'orteil



du cheval, plus particulièrement la disposition des vaisseaux, leur insération dans l'organe et les particularités de leur structure. Il éclaircit en outre la question de la circulation sanguine dans l'organe terminal de l'orteil, en prenant en considération les particularités fonctionnelles de ce dernier.

## X. Schrifttum

Bruhnke, J. und W. Krüger: Über die funktionellen Strukturen des Wandteiles der Huflederhaut beim Pferde. *Anat. Anz.* **64** (1928). — Bruhnke, J.: Vergleichende Studie der statisch beanspruchten Lederhautteile des Pferdehufes und der Rinderklaue. *Arch. Tierheilk.* **57** (1928). — Ders.: Ein Beitrag zur Statik der Huflederhaut bei normalen und pathologischen Hufen. *Arch. Tierheilk.* **58** (1928). — Ders.: Über den Mechanismus des Pferdehufes. *Berl. tierärztl. Wschr.* **47** (1931). — Clara, M.: Die arterio-venösen Anastomosen der Vögel und der Säugetiere. *Erg. Anat.* **27** (1927). — Ders.: Die arterio-venösen Anastomosen. Verlag J. A. Barth, Leipzig 1939. — Eberlein, R.: Die Hufkrankheiten des Pferdes. *Handb. tierärztl. Chirurgie u. Geburtshilfe* **4** (1908). — Ellenberger und Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18. Aufl., 1943. — Findeisen, M.: Die Coriumverhältnisse am Pferdehuf. *Diss. Bern* 1922. — Grosser, O.: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiropteren. *Anat. H.* **17** (1901). — Ders.: Über arterio-venöse Anastomosen an den Extremitätenenden beim Menschen und den krallentragenden Säugetieren. *Arch. mikrosk. Anat.* **60** (1902). — Havlicek, H.: Vasa privata und Vasa publica. *Z. Hippokrates* **2** (1929/30). — Heusser, H.: Über den Bau und die Funktionen des Pferdehufes und ihre Beziehungen zur Hufknorpelverknöcherung und zum Hufmechanismus. *Schweiz. Arch. Tierheilk.* **1928**. — Hoyer, H.: Über die unmittelbare Verbindung zwischen Arterien und Venen. *Tagebl. d. Naturforscherversammlung zu Leipzig*, 1872. — Hyrtl, J.: Neue Wundernetze und Geflechte bei Vögeln und Säugetieren. *Denkschr. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien*, 1864. — Ders.: *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*. 20. Aufl., Wien 1889. — Köster: Vorträge zit. nach Koßmag. — Koßmag: Hat der Hufmechanismus die ihm bisher zugeschriebene Bedeutung? *Z. Veterinärk.* **31** (1919). — Krüger, G.: Über die Blutgefäßversorgung der Zehe und besonders des Zehenendorgans des Pferdes. *Gegenbaurs morph. Jb.* **74** (1934). — v. Lanz, T.: Über den funktionellen Einbau peripherer Venen. *Verh. anat. Ges.* **1937**. — Lechner, W.: Die Blutgefäßnetze in den Zehenenden einiger Paarzeher, ihre Beziehungen zum Zehenendorgan und zu den analogen Gefäßen der Unpaarzeher und des Menschen. *Z. Anat.* **102** (1934). — Martin, P.: *Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere* **2** (1914/15). — Märk, W.: Über arterio-venöse Anastomosen, Gefäßsperrern und Gefäße mit epitheloiden Zellen beim Menschen. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **50** (1941). — Ders.: Arterio-venöse Anastomosen in Lippen und Nase der Säugetiere. *Z. mikrosk.-anat.*



Forsch. 52 (1942). — Meyer, R. J.: Zit. nach Havlicek in: Hippokrates 2 (1929/30). — Mobilio, C.: Contributo allo studio dell'organo cheratogeno nei mammiferi domestici. Internat. Mschr. Anat. u. Physiol. 27 (1910). — Nickel, R.: Über den Bau der Huf Röhrchen und seine Bedeutung für den Mechanismus des Pferdehufes. Gegenbaurs morph. Jb. 82 (1938). — Petersen, H.: Histologie und mikroskopische Anatomie. München 1935. — Petersen, M.: Untersuchungen über das Stratum papillare der Sohlen- und Strahllederhaut vom Hufe des Pferdes. Diss. Leipzig 1914. — Schmaltz, R.: Anatomie des Pferdes. 3. u. 4. Aufl., 1922. — Schumacher, S.: Zur Kenntnis der arterio-venösen Anastomosen. Bruns' Beitr. 159 (1934). — Ders.: Über die Bedeutung der arterio-venösen Anastomosen und epitheloiden Muskelzellen (Quellzellen). Z. mikrosk.-anat. Forsch. 43 (1938). — Schummer, A.: Ein neues Mittel (Plastoid) und Verfahren zur Herstellung korrosions-anatomischer Präparate. Anat. Anz. 81 (1935). — Spalteholz, W.: Blutgefäße der Haut. Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten 1, Berlin 1927. — Spanner, R.: Neue Befunde über die Blutwege der Darmwand und ihre funktionelle Bedeutung. Gegenbaurs morph. Jb. 69 (1932). — Ders.: Der Abkürzungskreislauf der Glandula submaxillaris. Z. Anat. 107 (1937). — Storch, C.: Zur Anatomie der venösen Gefäße des Hufes. Öst. Mschr. Tierheilk. 18 (1894). — Sussdorf, v. und Ackerknecht: Präparatorische anatomische Methoden bei den höheren Säugetieren. Handb. biol. Arbeitsmethoden. Lieferung 57, 1925. — Thoms, H.: Bau, Wachstum und Entwicklung des Hufes der Artiodactylen. Diss. Hannover 1896. — Vastarini-Cresi, G.: Le anastomosi artero-venose nell' uomo e nei mammiferi. Studio anatomo-istologico, Neapel 1903. — Vimtrup, Bj.: Beiträge zur Anatomie der Kapillaren. Z. Anat. 68 (1923). — Watzka, M.: Über Gefäßsperrern und arterio-venöse Anastomosen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 39 (1936). — Zietzschmann, O.: In: Ellenberger-Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18. Aufl., 1943. — Zimmermann, A.: Beiträge zur Anatomie der Huf- und Klauenkrone. Z. Tiermed. 7 (1903). — Zimmermann, K. W.: Der feinere Bau der Blutkapillaren. Z. Anat. 68 (1923).

